DESCRIPTION COMPLÉMENTAIRE ET RÉHABILITATION DE *TOMETES TRILOBATUS* VALENCIENNES, 1850, ESPÈCE-TYPE DE *TOMETES* VALENCIENNES (CHARACIDAE : SERRASALMINAE)

par

Michel JÉGU (1), Geraldo Mendes Dos SANTOS (2), Philippe KEITH (3) & Pierre-Yves LE BAIL (4)

RÉSUMÉ. - *Tometes trilobatus* est une espèce différente de *Myleus setiger*. *Tometes* est un genre proche de *Mylesinus*, *Ossubtus* et du sous-genre *Myleus (Myleus)* avec lesquels il partage plusieurs caractères uniques chez les Serrasalminae. Les os des mâchoires sont laminaires et les séries de dents du prémaxillaire sont étroitement accolées les unes aux autres. Le mésethmoïde est large, peu épais et les ailes latérales sont très réduites. La fenêtre olfactive est large. En avant des nageoires pelviennes, les serrae, peu nombreuses et réduites à des épines, ne dessinent pas de carène abdominale. *Mylesinus*, *Ossubtus* et *Tometes* ont des dents incisiformes engrenées bi- et tricuspides. *Tometes* diffère de ces deux genres par les dents des mâchoires qui sont plus épaisses et plus courtes. Les deux dernières dents du prémaxillaire de *Tometes* sont différentes des premières, courtes et à couronne sigmoïde. Chez *Mylesinus* et *Ossubtus*, toutes les dents de la série labiale du prémaxillaire sont hautes, planes avec une couronne rectiligne.

ABSTRACT. - Supplementary description and rehabilitation of *Tometes trilobatus* Valenciennes, 1850, type-species of *Tometes* Valenciennes (Characidae: Serrasalminae).

Tometes trilobatus, type-species of *Tometes*, was placed in synonymy with *Myleus setiger* since its description in 1850. *Tometes* was thus considered by authors as synonym of *Myleus*. Recently, we could show that *Myleus setiger*, type-species of *Myleus*, was different from *Tometes trilobatus*. The examination of the specimens collected in French Guiana and in the State of Amapa in Brazil, associated with a study of the types of *Tometes* enables us to show that *Tometes* is different from *Myleus* and shares several characters with *Mylesinus* and *Ossubtus*. After a short historical background of various works referring to *Tometes trilobatus*, we give a detailed redescription of the morpho-anatomical and meristical characteristics of the species, and we rehabilitate the *Tometes* genus.

Tometes trilobatus is different from *Myleus setiger* and *T. unilobatus* is synonym of *T. trilobatus*. *Tometes* is a genus close to *Mylesinus*, *Ossubtus* and *Myleus (Myleus)* sub-genus with which it shares several unique characters in the Serrasalminae. The bones of the jaws are laminar and the series of teeth of the premaxillary are placed side by side. The mesethmoïde is broad, not very thick and the supraethmoïdal wings are very reduced. The olfactive foramen is broad. The prepelvic serrae are few and reduced to spines, and do not draw an abdominal keel. *Mylesinus*, *Ossubtus* and *Tometes* have geared bi- and tricuspid incisiform teeth. *Tometes* differs from this two genus by thicker and lower teeth. The posteriormost premaxillary labial teeth of *Tometes* are different of the anterior ones, short and with a sigmoïd crown. All the labial premaxillary teeth of *Mylesinus* and *Ossubtus* are plane with a right crown.

Tometes trilobatus seems to be associated with the Podostemaceae, the rupestral plants characteristic of the rapids of the studied area. By taking the intestine of some specimens for the study of the parasites, we observed Podostemaceae in abundance in the stomachs. *Tometes*, *Mylesinus* and *Ossubtus* present a diet closely related to Podostemaceae, associated with a parasitic hyperinfestation, while *Myleus* (*Myleus*), *Myleus* (*Myloplus*), *Myleus* (*Paramyloplus*) and *Myleus* (*Prosomyleus*) present a diet less specialised and composed of exogenic sheets, fruits or seeds and invertebrates.

The typology of the localities of collection of *T. trilobatus* confirms that it is a rheophilic species. In the three basins considered (Oyapock, Flexal and Araguari), the captures always took place in the high courses and more particularly in the zones of rapids.

Key words. - *Tometes* - *Tometes trilobatus* - *Tometes unilobatus* - *Myleus setiger* - External morphology - Skeleton anatomy - Synonymy - Rehabilitation - Serrasalminae - Characidae.

Tometes trilobatus, espèce-type de *Tometes*, a été placée en synonymie avec *Myleus setiger* très tôt après sa description en 1850. *Tometes* a ainsi été longtemps considéré par les auteurs comme synonyme de *Myleus*. Récemment, nous avons pu montrer que *Myleus setiger*, espèce-type de *Myleus*, était différente de *Tometes trilobatus*. L'examen de matériel collecté de Guyane française et de l'État d'Amapá au Brésil, associé à une étude des types de *Tometes* nous

(1) Antenne IRD, Laboratoire d'Ichtyologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231, Paris Cedex 05, FRANCE. [jegu@mnhn.fr]

(2) Laboratorio de Ictiologia, INPA-CPBA, Cx.P. 478, 69011-970 Manaus, AM., BRÉSIL. [gsantos@inpa.gov.br]

(3) CSP, Laboratoire d'Ichtyologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231, Paris Cedex 05, FRANCE. [keith@mnhn.fr]

(4) INRA, Laboratoire SCRIBE-INRA, Campus de Beaulieu, 35042, Rennes Cedex, FRANCE. [pylb@beaulieu.rennes.inra.fr]

permet de montrer que *Tometes* est différent de *Myleus* et partage plusieurs caractères avec *Mylesinus* et *Ossubtus*.

Après un bref rappel historique des différents travaux se référant à *Tometes trilobatus*, puis une mise au point sur la typologie, nous donnons une redescription détaillée des caractéristiques morpho-anatomiques et méristiques de l'espèce et nous réhabilitons le genre *Tometes*.

HISTORIQUE

Valenciennes (*in* Cuvier et Valenciennes, 1850 : 225) crée le genre *Tometes* dans lequel il place des espèces dont les dents de la rangée labiale au prémaxillaire et au dentaire sont "comparables à de véritables incisives", pour les différencier des espèces "qui ont la bouche garnie de molaires" réunies dans les genres *Myletes* Cuvier, 1818 et *Myleus* Müller & Troschel, 1844 (espèce-type *Myleus setiger* Müller & Troschel, 1844). Dans le même travail, Valenciennes décrit *Tometes trilobatus* et *T. unilobatus* à partir de spécimens "envoyés de Cayenne" par P.B. Milius, mais récoltés dans les limites de la Guyane française qui, à cette époque, s'étendait vers le Sud jusqu'au Rio Araguari et vers l'Ouest jusqu'au Rio Branco, le long du versant sud du plateau des Guyanes (Geay, 1899). Valenciennes (1850 : 230) décrit ensuite *T. altipinnis* à partir d'un spécimen rapporté du Rio São Francisco au Brésil par M.A. de Saint-Hilaire. Plus loin, Valenciennes (1850 : 235) décrit *Mylesinus schomburgkii* à partir de la tête d'un spécimen de l'Essequibo dont la dentition se différencierait de celle de *Tometes* par la distance relative des deux séries du prémaxillaire, plus petite chez *Mylesinus*.

Kner (1860) place *Tometes trilobatus* Valenciennes en synonymie avec *Myleus setiger* Müller & Troschel. Günther (1864 : 372) redéfinit le genre *Myletes* dans lequel il réunit *Myletes* Cuvier, *Myleus* Müller & Troschel et *Tometes* Valenciennes. Günther place *T. trilobatus* et *T. altipinnis* auprès de *Myleus setiger*, parmi les espèces dont les deux séries de dents au prémaxillaire sont très proches. Lütken (*in* Reinhardt, 1875) décrit *Myletes micans* à partir de deux spécimens provenant du bassin du São Francisco au Brésil. Gill (1896 : 214) propose *Myloplus*, un nouveau nom attribué aux espèces sud-américaines citées sous *Myletes* par Müller et Troschel en 1844.

Dans son étude des poissons du Guiana, Eigenmann (1912 : 393) place *Myleus setiger* en synonymie avec *Myletes pacu* Jardine & Schomburgk (1841), décrit du Guiana à partir des dessins peu précis de Sir Robert Schomburgk. Eigenmann (1912 : 394) place *T. trilobatus* dans *Myleus* Muller & Troschel, 1844, en synonymie avec *Myleus pacu*, en partie en raison de la proximité des séries de dents au prémaxillaire, un caractère présent à la fois chez *M. setiger* et chez *Tometes*. Eigenmann (1915 : 270) place *M. micans* dans le genre *Myloplus* Gill, 1896 tout en observant que *M. micans* serait proche de *Myleus pacu*. Jordan (1919 : 242) désigne *T. trilobatus* espèce-type de *Tometes* Valenciennes, 1850, tout en replaçant *Tometes* en synonymie avec *Myleus*.

Sans avoir pu examiner les types et en se référant aux observations d'Eigenmann, Norman (1929 : 821, 823) confirme la synonymie de *Tometes* avec *Myleus*, maintient *Myleus altipinnis (*Valenciennes) et replace *Myleus micans* (Lütken) dans *Myleus* mais propose que *Tometes trilobatus* et *Myleus pacu* (Jardine & Schomburgk, 1841) soient mis en synonymie avec *M. setiger* malgré l'antériorité de *M. pacu*, nom que l'auteur considère alors pré-occupé par *Myletes paco* Humboldt (= *Piaractus brachypomus*) (Machado-Allison, 1982a : 47). Amaral Campos (1944 : 211) décrit *Tomète maculatus* à partir d'un spécimen provenant du rio Amazonas (Brésil), utilisant la forme vernaculaire du nom *Tometes* proposé pour le français par Valenciennes. Fowler (1950 : 398) place *Tometes* en synonymie avec *Myleus* dans lequel il place *T. altipinnis* et *T. maculatus*, sans autre indication à propos *de Tometes trilobatus* et *T. unilobatus*.

Gosline (1951) replace *Tometes trilobatus* et *T. unilobatus* en synonymie avec *Myleus pacu*, mais maintient *Myleus maculatus* (Amaral Campos, 1944), *M. micans* et *M. altipinnis*. L'auteur place *Mylesinus* et *Utiaritichthys* Miranda-Ribeiro, 1937, dans la même lignée évolutive que *Myleus*, tout en les maintenant séparés en raison de la présence de serrae bien développées chez ce dernier genre.

Dans son étude des Serrasalminae des Guyanes, Géry (1972 : 178) place *Tometes* en synonymie avec *Myleus*, *T. trilobatus* et *T. unilobatus* étant placées en synonymie avec *M. pacu* dans le sous-genre nominal *Myleus*. Par ailleurs, Géry (1972 : 188) note déjà que *Mylesinus schomburgkii* partage avec *Myleus pacu* un faible nombre de rayons aux nageoires dorsale et anale. Géry (1976 : 49) place aussi *T. altipinnis* et *Myleus micans* dans *Myleus*. L'auteur propose de placer *M. maculatus* (Amaral Campos, 1944) en synonymie avec *Myletes lobatus* Valenciennes, 1850 (Géry, 1976 : 49), puis avec *Myleus gurupyensis* Steindachner, 1911 (Géry, 1977 : 262), dans le sous-genre *Myleus (Myloplus)*. Dans le sous-genre *Myleus (Myleus)*, Géry (1977 : 266) place *M. trilobatus* et *M. unilobatus* en synonymie avec *M. pacu* qu'il différencie de *M. micans* par le nombre de serrae abdominales, tout en considérant que *M. altipinnis* est probablement synonyme de *M. micans*. Machado-Allison (1983 : 182, 186) considère les genres *Myleus*, *Mylesinus* et *Utiaritichthys* comme valides, sans mentionner *Tometes*.

La synonymie de *Tometes* avec *Myleus* est donc la conséquence directe de la synonymie spécifique *unilobatus = trilobatus = setiger = pacu* (Géry 1976 : 49). Il est clair pour l'auteur que *T. altipinnis* est très proche de

M. micans, mais ces deux espèces sont placées soit auprès de *Myleus pacu* dans *Myleus (Myleus)*, soit auprès de *M. asterias* (Müller & Troschel, 1844) dans M*yleus (Myloplus)*.

Jégu et Santos (2002) montrent que *Myleus setiger* diffère de *M. pacu* qui doit être placé dans *Myleus (Myloplus)*. Ces auteurs comparent ensuite *M. setiger* aux types de *Tometes trilobatus* et *T. unilobatus* ainsi qu'à des spécimens de l'Oyapock rapportés à *M. pacu* par Géry *et al.* (1991 : 37, pl. 10 fig. 1 et 2) puis Planquette *et al.* (1996 : 366, text-fig. 367). Ils notent des différences entre *M. setiger* et ces spécimens tant au niveau méristique (écailles autour du pédoncule caudal, nombre de serrae abdominales) qu'au niveau de la denture (forme des dents aux mâchoires, position de la dent symphysaire sur le dentaire). Ainsi *Tometes unilobatus* et *T. trilobatus* sont différents de *Myleus setiger*, tout comme les poissons de l'Oyapock rapportés à *M. pacu*.

Jégu (1992) décrit *Ossubtus xinguense*, espèce-type d'*Ossubtus* Jégu, 1992, une autre espèce de Serrasalminae dont les deux séries de dents au prémaxillaire sont accolées.

Afin de mieux comprendre les relations entre *Tometes*, d'une part, et *Myleus*, *Mylesinus* et *Ossubtus*, d'autre part, nous proposons une description complémentaire de *Tometes trilobatus*, espèce-type du genre. Le spécimen-type MNHN A.8650 est désigné lectotype de *Tometes trilobatus*, MNHN A.8649 devenant paralectotype. Le matériel-type est comparé au type de *Tometes unilobatus* Val. (MNHN A.8651), aux spécimens de l'Oyapock rapportés à *M. pacu* par Géry *et al.* (1991) puis Planquette *et al.* (1996), ainsi qu'au matériel provenant de l'Araguari, rapporté à *Tometes trilobatus* par Jégu et Keith (1998 : 37).

Après une description complémentaire de *Tometes trilobatus*, espèce avec laquelle *Tometes unilobatus* est mise en synonymie, cette étude nous permet de réhabiliter *Tometes*, un genre différent de *Myleus*. *Tometes* partage une série de caractères dérivés avec *Mylesinus* et *Ossubtus*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les récoltes dans le rio Araguari et le rio Flexal ont été réalisées en 1992, dans le cadre de la Convention ORSTOM - CNPq / INPA (Processo n° 91.0239/ 93-5), alors que celles de l'Oyapock ont été réalisées dans le cadre des inventaires faunistiques de Guyane française menés par l'INRA, en 1986, puis dans le cadre des Conventions DIREN - Guyane française (n° 93192/1993), en 1996 et INRA / DIREN Guyane (n° C 41011) en 1997 (Fig. 1). Les radiographies ont été exécutées au laboratoire d'Ichtyologie, MNHN, Paris, à l'aide d'un apprareil Faxitron 43855A et sur des films radio AGFA DW Structurix.

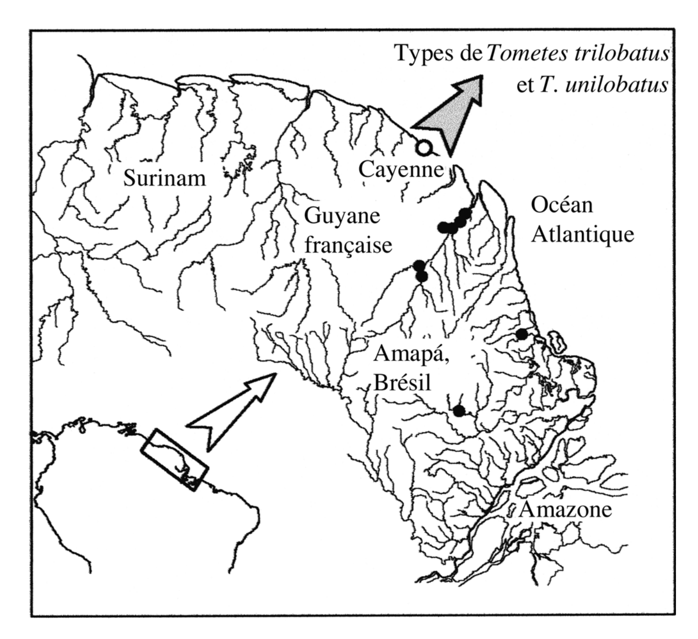


Figure 1. - Localisation géographique des spécimens de *Tometes trilobatus* examinés. *[Distribution of the studied specimens of* Tometes trilobatus.*]*

Les mesures et les comptages ont été établis sur des spécimens de 25 à 370 mm de longueur standard (LS) afin de mettre en évidence la présence de variations liées aux allométries, généralement plus fortes jusque 100 mm LS chez les Serrasalminae (Géry, 1972 ; Jégu *et al.*, 1989). Les mesures ont été prises sur les radiographies ou directement sur les spécimens. Les points remarquables, entre lesquels les distances ont été mesurées au pied à coulisse, suivant Jégu *et al.* (1991a) et Fink (1993), sont figurés dans Merckx *et al.* (2000 : fig. 3a, b).

Les caractères méristiques relevés sur les radiographies sont les suivants : le nombre de rayons aux nageoires dorsale, anale et caudale ; le nombre de serrae abdominales ; le nombre total de vertèbres en avant du premier et en arrière du dernier ptérygiophore de la dorsale ; le nombre de supraneuraux et le nombre total de vertèbres. Directement sur les spécimens nous avons compté : le nombre d'écailles perforées le long de la ligne latérale avant et après l'hypural, le nombre de séries d'écailles autour du pédoncule caudal au niveau où celui-ci est le moins haut et le nombre de branchiospines sur le premier arc branchial.

La description du squelette a été réalisée d'après l'examen d'un squelette sec (MNHN 1998-138, 220 mm LS) et de deux spécimens diaphanisés (MNHN 1998-309, 55 mm LS, MNHN 1998-310, 34 mm LS), puis complétée par des observations sur les radiographies. La diaphanisation a été réalisée suivant la technique décrite par Taylor et Van Dyke (1985). La nomenclature des os du squelette caudal suit Weitzman (1964). La nomenclature française des os est celle de Courtemanche et Legendre (1985).

La liste des acronymes utilisés dans le texte est la suivante : INPA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brésil. - INRA, Institut National de la Recherche Agronomique, Kourou, Guyane française. - IRSNB, Institut Royal des Sciences de Belgique, Bruxelles, Belgique. - MCL, Museo Costa Lima, Instituto de Estudos e Pesquisas do Estado do Amapá, Macapá, Amapá, Brésil. - MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France. - MHNG, Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, Suisse. - USNM, National Museum of Natural History, Washington. - ZMA, Zoologisch Museum van Amsterdam, Pays-Bas.

TOMETES TRILOBATUS VALENCIENNES, 1850

Tometes trilobatus Valenciennes, *in* Cuvier et Valenciennes, Histoire Naturelle des Poissons, 22 : 226-228, 1850. - Bertin, Catalogue des types de poissons du Muséum national d'Histoire naturelle, 3ème partie : 27, 1948. - Jégu et Keith, *Jatba* : 37, 1998.

Tometes unilobatus Valenciennes, *in* Cuvier et Valenciennes, Histoire Naturelle des Poissons, 22 : 228-229, 1850. - Bertin, Catalogue des types de poissons du Muséum National d'Histoire Naturelle, 3ème partie : 27, 1948.

Myletes trilobatus : Günther, Catalogue of the Fishes in the British Museum, V : 377, 1864.

Myleus pacu non Jardine & Schomburgk, 1841 : Géry, *Zool. Verhand.*, 122 : 178-182, 1972 (in part). - Géry, Characoids of the World, TFH H-961 : 266, 1977 (in part). - Géry *et al.*, *Cybium*, 15(1) : 37-38, 68, pl. X fig. 1, 1991. - Planquette *et al.*, Atlas des poissons d'eau douce de Guyane, tome 1 : 357, 366-367, 359 (fig 8a), 1996.

Myleus setifer : Travassos, Catálogo dos Gêneros e subgêneros da subordem de Characoidei (Actinopterygii, Cyprinoformes), *Dusenia*, 3(3) : 245 [137], 1952 (in part).

Myleus setiger non Müller & Troschel : Norman, *Proc. Zool. Soc.*, part 4 : 821, 1929 (in part).

Myleus unilobatus Valenciennes : Bertin, Catalogue des types de poissons du Muséum national d'Histoire naturelle, 3e partie : 27, 1948.

Mylesinus sp. : Géry *et al.*, *Cybium*, 15(1) : 38, 68, pl. X, fig. 2, 1991.

Myloplus discoideus non Kner : Norman, *Proc. Zool. Soc.*, part 4 : 825, 1929 (in part).

Diagnose

Tometes trilobatus Valenciennes, 1850 se caractérise par des serrae prépelviennes réduites à des épines, une fosse olfactive grande et allongée, un mésethmoïde plat dont la pointe antérieure est projetée en avant du vomer. Le prémaxillaire est lamellaire avec un processus ascendant étroit inséré dans une gorge étroite sur l'aile latérale du mésethmoïde. Le processus latéral du prémaxillaire est court mais présente un petit processus transverse au-dessus de la dernière dent, sur la face linguale. Le dentaire est lamellaire. Les dents sont incisiformes bi- et tri-cuspidées. Au prémaxillaire, la couronne des deux dernières dents est sigmoïde et on compte 4 à 6 paires de dents à la série labiale du dentaire.

Matériel examiné

Lectotype. - MNHN A.8650, syntype de *T. trilobatus* Valenciennes, 1850, mâle, 340 mm LS : "Cayenne", Guyane française, Milius, 1826.

Paralectotype. - MNHN A.8649, syntype de *T. trilobatus* Valenciennes, 1850, mâle, 370 mm LS : "Cayenne", Guyane française, Milius, 1826.

"Cayenne", Guyane française. - MNHN A.8651, holotype de *T. unilobatus* Valenciennes, 1849, femelle, 274 mm LS : "Cayenne", Guyane française, Milius, 1826.

Bassin de l'Oyapock, Guyane française et Brésil. - MNHN 1981-338, 1 ex., 127 mm LS et MNHN 1981-508, 1 ex., 144 mm LS : fleuve Camopi, G. fr., D'Aubenton et Vidy, 17 oct. 1976 ; MNHN 1998-99, 1 ex., 250 mm LS et MNHN 1998-138, 1 ex., 220 mm LS, squelette sec : marché de St. Georges de l'Oyapock (provenant de saut Maripa), G. fr., Jégu et Le Bail, 10 oct. 1997 ; MNHN 1998-295, 2 têtes : Saut Fourmi, G. fr., Planquette et Le Bail, déc. 1986 ; INPA 2263 (ex-MNHN 1998-306), 1 ex., 300 mm LS : Nozay, G. fr., Fily, 18 avr. 1983 ; MNHN 1998-307, 11 ex., 34-83 mm LS, INPA (ex-MNHN 1998-307), 6 ex., 45-65 mm LS, MNHN 1998-309, 1 ex. diaphanisé, 55 mm LS et MNHN 1998-310, 1 ex. diaphanisé, 34 mm LS : G. fr., Planquette et Le Bail, déc. 1986 ; INPA (ex-MNHN 1998-308), 1 ex., 230 mm LS, marché de St. Georges de l'Oyapock (provenant de saut Maripa), G. fr., Jégu et Le Bail, 10 oct. 1997 ; MHNG 2279-94, 3 ex., 25-66 mm LS : Pawé en amont de Saut Mauvais, riv. Camopi, G. fr., Leopold et Gosse, 30 nov. 1969 ; IRSNB 20218, 10 ex., 36-130 mm LS : Rapides Grande Roche, Cleveland (amont de Oiapoc), G. fr., Leopold et Gosse, 5 déc. 1969 ; IRSNB 20.220, 60 ex. (de 63), 18-57 mm LS : Saut Alicoto en amont de Camopi, G. fr., Leopold et Gosse, 4 déc. 1969 ; ZMA 107-687, 1 ex., 109 mm LS : près de la Confluence avec la Crique Armontabo, G. fr., D'Aubenton et Vidy, 22 oct. 1976 ; USNM 310880, 1 ex., 22 mm LS : rapides Grande Roche, prés de Camopi, Oyapock, E. Remole, 16 juin 1972.

Bassin du Flexal, *Rio Amapá Grande*, *Cachoeira Grande*, *Amapá*, *Brésil*. - MNHN 1998-155, 3 ex., 17-25 mm LS, INPA s/n (Lote iv), 3 ex., 26-27 mm LS et INPA s/n (Lote II), 3 ex., 72-96 mm LS : Jégu, août 1992 ; INPA

11728, 2 ex., 52-90 mm LS : Jégu, 22 août 1992 ; MNHN 1998-268, 1 ex., 410 mm LS, MNHN 1998-293, 1 ex., 350 mm LS, INPA s/n (Ap 193), 2, 380-400 mm LS, INPA s/n (AP 184, iv), 3 ex., 18-23 mm LS et INPA s/n (AP 184, xii), 3 ex., 26-30 mm LS : Jégu, 25 août 1992 ; INPA 11740, 1 ex., 52 mm LS, Jégu, 26 août 1992 ; INPA s/n (Lote III), 17 ex., 28-47 mm LS et INPA s/n (s/n, vi), 2 ex., 19-20 mm LS : Jégu, 25-26 août 1992.

Bassin de l'Araguari, Amapá, Brésil. - INPA s/n, 2 ex., 117-146 mm LS, Cachoeira Santa Rosa, Rio Araguari, Jégu et Magalhães, 22 août 1992.

La liste des spécimens de *Myleus setiger* et *M. knerii* observés figure dans Jégu et Santos (2002).

Description

Morphologie et anatomie générale

Les principaux caractères méristiques et morphométriques des types de *Tometes trilobatus* et *T. unilobatus* sont présentés au tableau I. Les caractères morphométriques du matériel complémentaire, exprimés en pourcentage de la LS, sont présentés au tableau II.

Le corps, très allongé chez les plus jeunes spécimens, est plus arrondi chez les plus grands individus (Fig. 2). La hauteur du corps présente une forte allométrie positive jusqu'à 60 à 70 mm LS, puis devient isométrique variant entre 60 et 66% de la LS (Fig. 3a). Le profil prédorsal s'incurve régulièrement et progressivement jusqu'à l'origine de la dorsale. Le profil préventral est à peine un peu moins incurvé. La base de la nageoire anale est très oblique par rapport à l'axe du corps.

La tête est courte, peu profonde et triangulaire jusqu'au niveau du museau qui est allongé, mais nettement obtus et en continuité avec le menton. La longueur de la tête présente une forte allométrie négative, jusqu'à 60 à 70 mm LS (Fig. 3b). En revanche, la largeur de la tête et la longueur du museau présentent une forte allométrie positive jusqu'à cette taille. L'œil est grand et situé au-dessus de la bouche, bien en arrière de la verticale de la commissure buccale. L'espace interorbitaire présente une allométrie positive et l'œil une allométrie négative qui se maintiennent au-delà de 70 mm LS (Fig. 3c, d). Le museau présente une forte concavité au niveau des narines. Les os de la série circumorbitaire sont très étroits et laissent une large plage nue à la joue. La largeur des infra-orbitaires IO3 et IO4 présentent une forte allométrie positive qui persiste tout en s'atténuant au-delà de 70 mm LS. La distance postorbitaire décroît rapidement pour se stabiliser entre 7,5 et 9,5% de la LS au-delà de 70 mm LS.

La bouche est profonde, située en position terminale et dans l'axe du corps. Chez les jeunes individus, la bouche est courte et semble dirigée vers le haut car la lèvre inférieure apparaît légèrement projetée vers l'avant de la lèvre supérieure. Toutefois, les dents du prémaxillaire sont toujours projetées en avant de celles du dentaire. Les lèvres sont fines et le bord libre de la membrane à la commissure est lisse. La largeur de la bouche présente une forte allométrie positive jusqu'à 50-60 mm LS, moins forte mais constante au-delà de cette taille.

Au prémaxillaire on compte 5 dents incisiformes à la série labiale et, en arrière, une paire de dents linguales, moins hautes, accolées le long de deux paires médianes de la série labiale. Les quatre dents de la série linguale sont accolées entre elles latéralement, alors que les deux dents médianes de la série labiale sont nettement séparées l'une de l'autre (Fig. 4a). Au dentaire on compte 5 dents incisifor-

Tableau I. - *Tometes trilobatus* et *T. unilobatus*. Principaux caractères morphométriques (exprimés en % de la LS) et méristiques des types (les observations soulignées sont à utiliser avec prudence). *[*Tometes trilobatus *and* T. unilobatus. *Main morphometric characters (expressed in percent of SL) and meristic characters of type specimens (underlined data have to be carefully used).]*

	T. trilobatus MNHN A.8649-50	*T. unilobatus* MNHN A.8651
Sexe	mâles	femelle
Longueur standard (mm)	325-350	255
Hauteur du corps	47,1-53,7	58,7
Longueur de la tête	25,9-26,3	27,8
Distance interorbitaire	12,2-12,5	14,1
Diamètre vertical de l'oeil	7,1-7,4	9,4
Longueur du museau	8,2-8,6	7,1
Largeur infraorbitaire 3	2,6-2,7	2,5
Largeur lacune à la joue	2,2-2,9	2,4
Largeur infraorbitaire 4	3,3-3,7	3,4
Distance postorbitaire	10,1-10,7	10,4
Distance prédorsale	58,5-60,0	58,8
Base de la dorsale	22,9-29,4	27,5
Distance interdorsale	10,0-11,7	13,8
Base de l'adipeuse	4,8-5,7	6,6
Hauteur pédoncule caudal	10,2-10,7	11,6
Base anale	29,4-31,4	32,2
Distance préanale	72,3-77,1	80,4
Distance préventrale	55,4-57,1	62,0
Distance prépectorale	25,1-27,4	26,4
Largeur mâchoire inférieure	8,9-9,5	10,4
Longueur du lobe anale 1	14,9	*
Longueur du lobe anale 2	13,9	*
Écailles au pédoncule caudal	26-28	28
Rayons bifurqués anale	28-31	28
Rayons bifurqués dorsale	20	18
Serrae prépelviennes	3 (A.8649)	*
Serrae postpelviennes	9 (A.8649)	*
Serrae préanales	6 (A.8649)	*
Serrae totales	18 (A.8649)	*
Dents au prémaxillaire	ii + 5	ii + 5
Dents au dentaire	i + 4-6	i + 5

	LS inférieure à 100 mm				LS supérieure à 100 mm			
	n	Variation	Moy.	ET	n	Variation	Moy.	ET
Longueur standard (en mm)	34	26,3 - 96,4	49,0	16,8	9	117,7 - 410,0	261,7	126,5
Hauteur du corps	34	46,8 - 65,9	59,5	4,4	9	59,3 - 66,4	63,2	2,8
Longueur de la tête	34	25,1 - 29,5	27,4	1,1	9	23,6 - 27,2	25,4	1,1
Distance interorbitaire	34	7,8 - 10,9	9,3	0,7	9	11,1 - 13,7	12,4	0,9
Diamètre vertical de l'oeil	34	10,2 - 12,1	11,0	0,5	9	6,5 - 10,5	8,5	1,7
Longueur du museau	34	5,1 - 8,5	7,1	0,8	9	6,7 - 8,3	7,7	0,5
Largeur de l'infraorbitaire 3	34	1,4 - 2,4	1,9	0,3	9	2,1 - 2,9	2,5	0,3
Largeur de la lacune	34	2,3 - 4,4	3,3	0,4	9	2,0 - 4,3	2,8	0,7
Largeur de l'infraorbitaire 4	34	2,4 - 3,4	2,9	0,3	9	2,9 - 3,9	3,5	0,4
Distance prédorsale	34	53,5 - 62,1	58,4	2,0	9	59,6 - 63,1	61,8	1,4
Longueur de la base dorsale	34	22,1 - 28,7	26,2	1,6	9	27,0 - 31,7	28,9	1,6
Distance interdorsale	34	7,2 - 12,3	10,6	1,2	9	10,6 - 12,4	11,5	0,8
Longueur de la base adipeuse	34	4,2 - 6,9	5,4	0,5	9	5,0 - 6,2	5,6	0,4
Hauteur du pédoncule caudal	34	10,3 - 12,6	11,3	0,5	9	10,7 - 12,1	11,4	0,5
Longueur de la base anale	34	28,1- 35,5	32,2	1,8	9	32,6 - 35,9	34,2	1,3
Distance préanale	34	70,0 - 84,6	78,4	3,0	9	77,1 - 81,7	79,2	1,2
Distance prépelvienne	33	52,2 - 65,2	60,5	2,5	9	57,1 - 91,6	58,7	1,6
Distance prépectorale	34	24,5 - 31,5	28,7	1,8	9	22,0 - 25,7	23,6	1,3
Distance ventrale-pelvienne	34	27,0 - 40,7	33,2	2,7	9	33,7 - 37,5	36,0	1,3
Distance anale - ventrale	34	17,1 - 24,2	21,2	1,7	9	22,8 - 24,7	23,8	0,8
Longueur rayon à la dorsale	34	19,8 - 45,8	28,8	6,2	9	23,1 - 35,3	28,1	4,0
Longueur rayon aux pectorales	34	20,4 - 24,5	22,5	1,0	9	20,4 - 24,3	22,9	1,4
Longueur rayon aux pelviennes	34	14,3 - 17,8	16,2	0,9	9	15,2 - 19,0	16,9	1,1
Longueur du lobe anal 1	34	17,8 - 27,9	22,1	2,4	9	19,8 - 27,2	23,3	3,0
Longueur du lobe anal 2	-	-	-	-	4	13,9 - 19,8	-	-
Largeur de la tête	34	12,7 - 16,1	14,2	0,8	9	15,0 - 16,2	15,6	0,4
Largeur mâchoire inférieure	34	4,4 - 7,3	5,6	0,7	9	7,0 - 9,0	8,0	0,9

Tableau II. - Variation des principaux caractères morphométriques chez *Tometes trilobatus*, exprimés en pourcentage de la LS. Moy. = moyenne ; ET = écart-type. *[Variation of main morphometric characters in* Tometes trilobatus, *expressed in percent of SL. Moy. = mean; ET = standard error.]*

mes à la série labiale (parfois 6 chez les juvéniles) et une dent symphysaire conique accolée à la dent médiane de la série labiale (Fig. 5a). Chez les jeunes, les deux séries de dents du dentaire forment un angle vers l'avant qui s'arrondit aux environs de 40 mm LS.

Chez les spécimens de 50 à 150 mm LS, les dents de la série labiale du dentaire sont incisiformes avec un grand lobe de forme triangulaire à arrondie et un petit lobe postérieur arrondi qui vient se loger dans une gorge de la dent immédiatement postérieure (Fig. 6a). La dent médiane présente un lobe antérieur arrondi et incurvé vers l'arrière qui vient s'accoler à celui de la dent médiane opposée. La hauteur des dents va en décroissant de l'avant vers l'arrière, mais leurs couronnes sont toutes situées au même niveau. Le lobe postérieur des dents 4 et 5 est triangulaire et pointu. La face linguale des dents est concave et la face labiale convexe (Fig. 6b). D'une manière générale, la base de ces dents est plus large que celle des dents du prémaxillaire. Les dents de la paire symphysaire sont beaucoup moins hautes que celle de la série labiale. Ces dents ne sont pas abritées dans une gorge de la dent médiane et leur pointe est dirigée vers l'arrière de la bouche. Au prémaxillaire les trois premières dents de la série labiale sont hautes, la base conique et la couronne développée sur un seul plan (Fig. 6c). Les deux dents suivantes sont plus courtes, la base plus large et la couronne sigmoïde avec un lobe sur la partie postérieure. La face concave de ces cinq dents de la série labiale est dirigée vers l'intérieur de la bouche. Les deux dents médianes de la série labiale sont nettement séparées l'une de l'autre, alors que les deux dents linguales médianes sont clairement accolées latéralement (Fig. 6d). Les dents linguales sont nettement moins hautes que les labiales et leur couronne forme un V dirigé vers l'extérieur.

Chez des spécimens de plus de 200 mm LS les dents conservent la même position relative, mais certaines sont légèrement modifiées. Au dentaire, les dents 4 et 5 de la série labiale sont de même forme que les précédentes, tout en restant plus courtes (Fig. 5b, c). Toutes les dents de la série labiale sont alors solidaires, le lobe postérieur logé dans la gorge de la dent immédiatement postérieure. Au prémaxillaire, la couronne des deux paires de dents sigmoïdes de la série labiale est située au même niveau que celle des dents précédentes (Fig. 4b).

C'est aux environs de 50 à 70 mm LS que les jeunes

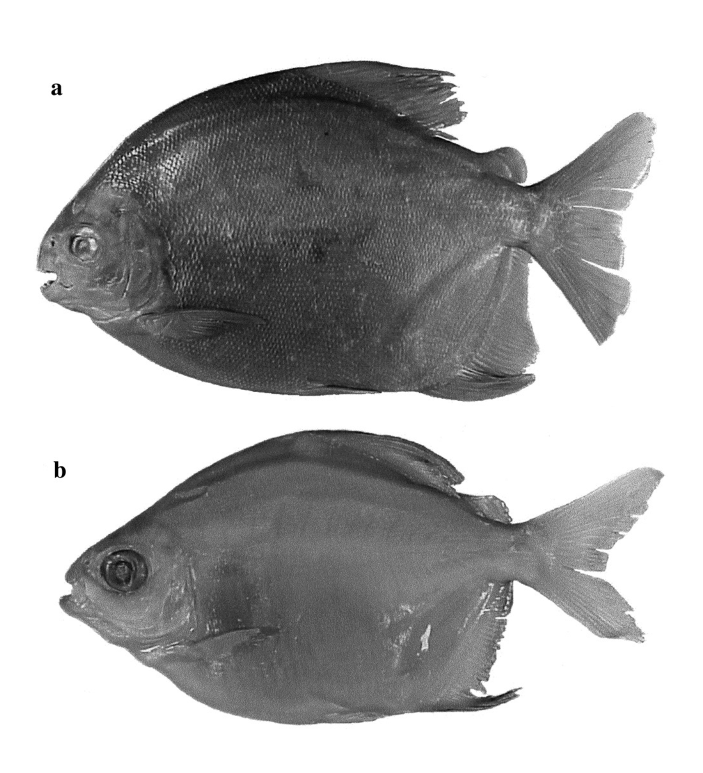


Figure 2. - Vue latérale de *Tometes trilobatus*. **a** : Femelle, MNHN 1998-308, 300 mm LS ; **b** : Juvénile, MNHN 1998-307, 50 mm LS. *[Lateral view of* Tometes trilobatus. ***a****: Female, MNHN 1998-308, 300 mm SL;* ***b****: Juvenile, MNHN 1998-307, 50 mm SL.]*

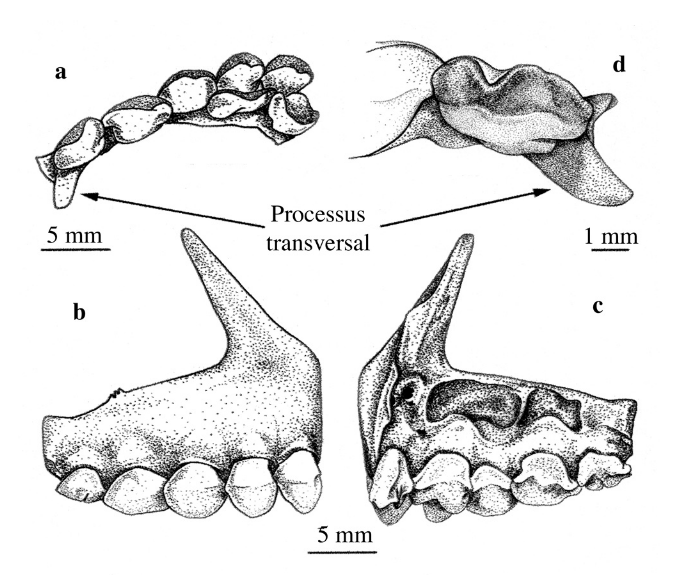


Figure 4. - Prémaxillaire chez *Tometes trilobatus* adulte, MNHN 1998-138, 220 mm LS. **a** : Vue ventrale ; **b** : Vue labiale ; **c** : Vue linguale ; **d** : Détail du processus transversal en vue ventrale. *[Premaxillary in adult* Tometes trilobatus*, MNHN 1998-138, 220 mm LS.* ***a****: Ventral view;* ***b****: Labial view;* ***c****: Lingual view;* ***d****: Ventral view of the transversal process.]*

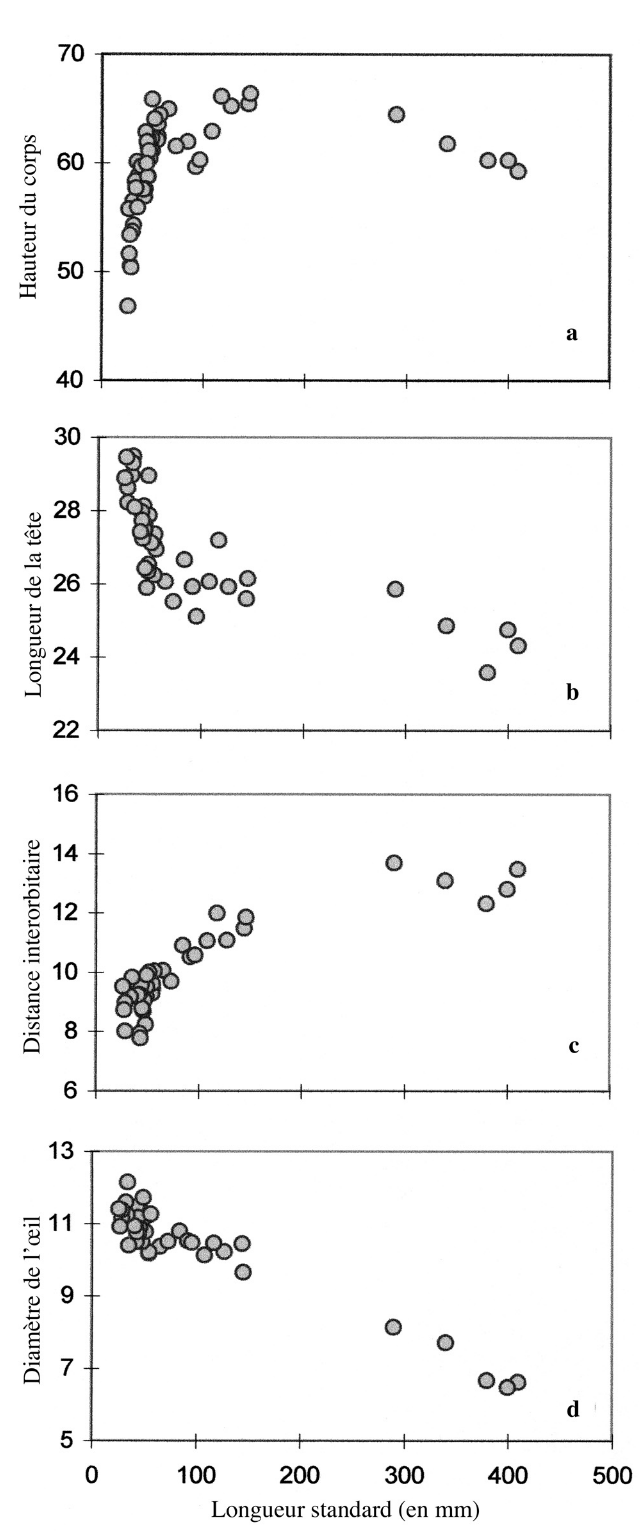


Figure 3. - Variation des caractères morphométriques exprimée en % de la longueur standard chez *Tometes trilobatus*. **a** : Hauteur du corps ; **b** : Longueur de la tête ; **c** : Distance interorbitaire ; **d** : Diamètre vertical de l'œil. *[Variation of morphometrics data expressed in % of standard length in* Tometes trilobatus. ***a****: Body depth;* ***b****: Head length;* ***c****: Interorbital width;* ***d****: Vertical diamater of eye.]*

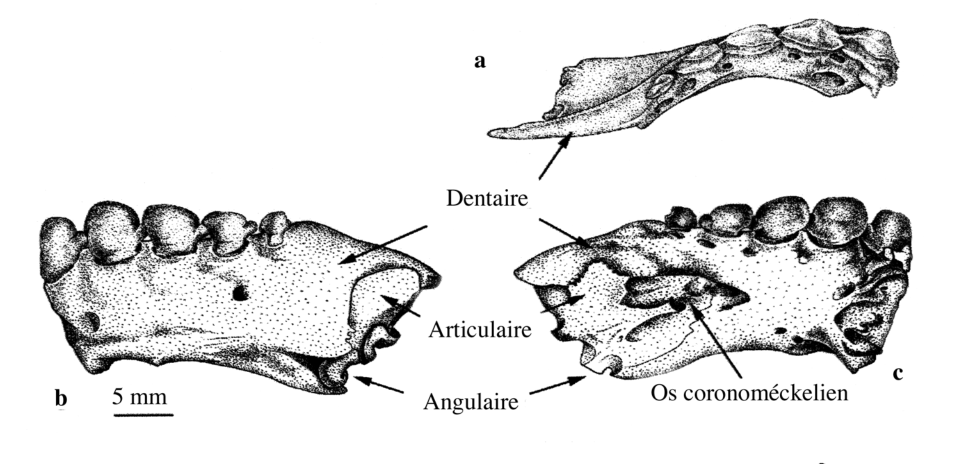


Figure 5. - Dentaire chez *Tometes trilobatus* adulte, MNHN 1998-138, 220 mm LS. **a** : Vue dorsale ; **b** : Vue labiale ; **c** : Vue linguale. *[Dentary in adult* Tometes trilobatus, *MNHN 1998-138, 220 mm SL. **a**: Dorsal view; **b**: Labial view; **c**: Lingual view.]*

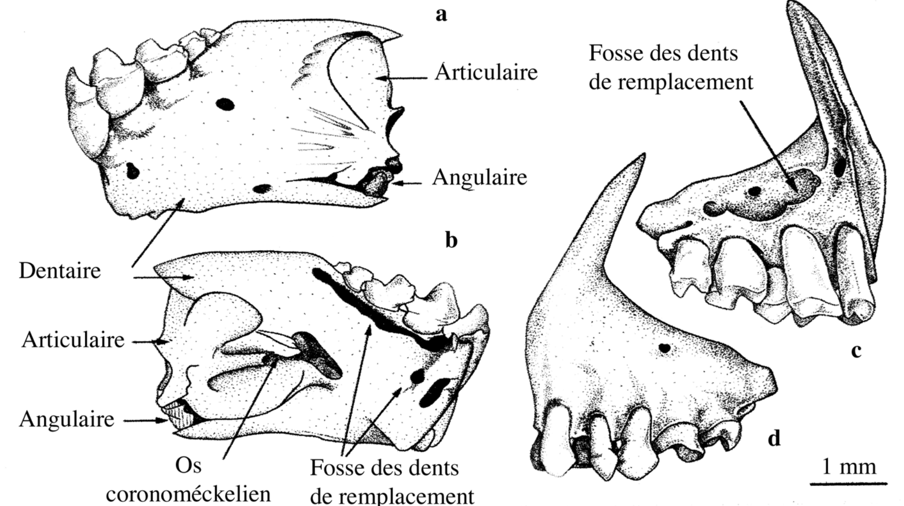


Figure 6. - Prémaxillaire et dentaire chez les jeunes *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-309, 55 mm LS. Dentaire : **a** : Vue labiale, **b** : Vue linguale ; Prémaxillaire : **c** : Vue linguale, **d** : Vue labiale. *[Premaxilla-ry and dentary in juveniles of* Tometes trilobatus, *MNHN 1998-309, 55 mm SL. Dentary: **a**: Labial view, **b**: Lingual view; Premaxillary: **c**: Lingual view, **d**: Labial view.]*

individus adoptent la configuration définitive de la denture. Vers 20 mm LS les dents ont encore un aspect caniniforme pointu, la base étant cylindriforme mais la couronne est déjà marquée bien que triangulaire. À cette taille on ne distingue pas encore de cuspides. Au prémaxillaire, les deux dernières dents de la série labiale et les deux dents de la série linguale présentent une base allongée, la couronne placée du côté lingual des dents, et la face labiale concave. Entre 30 et 50 mm LS, les dents de la série labiale du dentaire et les trois premières dents de la série labiale du prémaxillaire sont incisiformes avec une couronne triangulaire et pointue. Les dents médianes de la série labiale du prémaxillaire sont très éloignées l'une de l'autre et plus exactement situées au niveau distal des dents symphysaires de la série linguale.

La couronne des dents est marron foncé à noire, sauf chez les plus jeunes spécimens chez lesquels elle est encore beige ou teintée de marron clair.

Les nageoires dorsale, anale et adipeuse sont très basses, leur base est allongée et le bord distal rectiligne chez les plus jeunes spécimens.

Entre 18 et 20 mm LS, les premiers rayons de l'anale sont plus allongés que les suivants, formant un léger lobe antérieur. L'aspect falciforme de l'anale s'accentue jusqu'à 100 mm LS et la longueur des rayons au niveau du lobe atteint 17 à 28% de la LS. Chez les femelles, le lobe antérieur est nettement plus développé que chez les mâles. Chez les mâles, un second lobe anal dont le mode est situé au niveau des 13ème et 14ème rayons bifurqués, apparaît à partir de 290 mm LS. La longueur des rayons, à ce niveau, atteint 14 à 19% de la LS, mais le lobe antérieur est toujours plus allongé que le lobe postérieur. Les rayons du second lobe sont modifiés en rayons simples rigides et, chez un individu de 400 mm LS, leur extrémité est différenciée en une épine en forme de double crochet du même type que celle qu'ont observée Jégu *et al.* (1989, fig. 8) chez *Mylesinus paraschomburgkii*. On compte 5 à 6 séries d'écailles sur la base de la nageoire anale. L'origine de l'anale est située au niveau ou juste en arrière de la verticale de la fin de la dorsale. La base des nageoires dorsale et anale présente une forte allométrie positive jusqu'à 60-70 mm LS, puis croît de manière isométrique.

L'origine de la dorsale est située environ au milieu du corps, bien en avant de celle des pelviennes située au niveau médian de la dorsale. La distance prédorsale croît jusqu'à

60 à 70 mm LS, sans doute liée à l'allométrie positive de la hauteur du corps. La nageoire dorsale reste rectangulaire jusqu'à 35 à 40 mm LS. Au-delà de cette taille, la partie antérieure du bord distal de la nageoire s'incurve et la dorsale prend un aspect falciforme. La longueur du lobe formé par les 3 à 4 premiers rayons, varie entre 22 à 46% de la LS, alors qu'il varie entre 19 et 23% chez les spécimens de moins de 30 mm LS. Chez les individus mâles de plus de 400 mm LS, des rayons hypertrophiés poussent des filaments fins sur tout le long de la dorsale pouvant atteindre 40 à 50% de la LS. L'adipeuse, arrondie, d'abord assez proche de la dorsale, s'en éloigne jusqu'aux environs de 60-70 mm LS.

La pointe des pectorales dont la longueur varie entre 20 et 25% de la LS, atteint la verticale à l'origine de la dorsale. Les nageoires pelviennes sont bien plus courtes, 14 à 19% de la LS, mais leur pointe atteint le cloaque. Alors que la distance préanale croît fortement jusqu'à 60-70 mm LS, la distance prépectorale suit l'évolution de la longueur de la tête et décroît régulièrement. La distance prépelvienne reste isométrique, mais les distances pelviennes-pectorales et pelviennes-anale présentent une forte allométrie positive jusqu'à 50 à 100 mm LS, puis présentent une croissance isométrique.

La chambre postérieure de la vessie natatoire est conique et courbe, prolongée par un court diverticule à l'extrémité postérieure (longueur 20 à 33% de la LS). La chambre antérieure est ovale. Sa longueur varie de 55 à 65% de la longueur de la chambre postérieure et sa hauteur correspond à environ 50% de sa longueur. Les deux chambres sont reliées par un canal situé en position ventrale. Un muscle intrinsèque parcourt le côté de la seconde chambre (hauteur 15 à 20% de la hauteur de la chambre) depuis la pointe distale jusqu'au tiers antérieur de la chambre où il se ramifie en deux branches d'égale largeur. La branche dorsale atteint la partie dorsale de la paroi antérieure, la branche ventrale atteint la partie antéroventrale. Vers l'avant, les deux branches s'unissent respectivement avec leur homologue du côté opposé et une bande musculaire frontale située sur la partie médiane de la paroi antérieure relie les bandes dorsales et ventrales. La paroi antérieure de la seconde chambre est lisse. L'hiatus musculaire est en partie comblé par des corps graisseux. Cette lacune musculaire s'étend de part et d'autre des côtes 5 et 6 pour l'*obliquus superioris*.

Caractères méristiques

Les caractères méristiques du matériel complémentaire sont présentés au tableau III.

Pour l'ensemble des spécimens examinés, le nombre total d'écailles en ligne latérale varie de 64 à 79 (de 58 à 72 jusqu'à l'hypural). Les deux spécimens de l'Araguari constituent la limite supérieure de l'intervalle de variation (72 écailles en LL contre 58 à 71 pour les 45 autres individus).

On compte 25 à 38 serrae abdominales chez les spécimens de plus de 30 mm LS (19 à 28 chez les spécimens de moins de 30 mm LS), dont 11 à 24 serrae simples en avant des pelviennes (8 à 16 pour les individus de moins de

Tableau III. - Variation des caractères méristiques chez *Tometes trilobatus* comparés à ceux de *Myleus setiger* et *M. knerii*. *[Variation of main meristic characters in* Tometes trilobatus*, compared to* Myleus setiger *and* M. knerii.*]*

	Tometes trilobatus		*Myleus setiger*		*Myleus knerii* (holotype)
	n	Guyane fr. et Amapá	n	Amazone et Guyanes	Maroni
Rayons à la nageoire anale	55	iii - iv + 29 - 33	129	iii - iv + 30 - 34	iii + 31
Rayons à la nageoire dorsale	54	iii + 18 - 21	129	ii - iii + 17 - 20	ii + 24i
Rayons aux nageoires pectorales	28	i + 13 - 17	84	i + 14 - 18	-
Rayons aux nageoires pelviennes	22	i + 7	12	i + 7	i + 7
Écailles en ligne latérale total	52	63 - 79	91	69 - 94	78
Écailles en ligne latérale jusqu'à l'hypural	52	58 - 72	91	63 - 88	6
Séries d'écailles au pédoncule caudal	48	27 - 34	88	30 - 40	32
Branchiospines (LS < 50 mm)	36	12-16 / 1 / 9 - 13 (7 - 10)	46	9-13 / 1 / 12 - 15	11 / 1 / 14
Serrae totales (LS < 30 mm)	58	25 - 38 (19 - 28)	112	30 - 46 (25 - 31)	37
Serrae prépelviennes (LS < 30 mm)	58	11 - 24 (8 - 16)	112	17 - 31 (14 - 18)	22
Serrae postpelviennes simples	58	6 - 10	112	6 -11	10
Serrae postpelviennes doubles	58	5 - 8	112	4 - 10	5
Nombre total de vertèbres + CP1	22	38 - 40	22	37 - 39	38
Vertèbres prédorsales	22	10 - 12	22	9 - 10	9
Vertèbres postdorsales + CP1	22	12 - 15	22	13 - 15	14
Nombre de supraneuraux	22	6 - 8	22	5	5
Vertèbres anale > dorsale	22	2 - 3	22	2 - 3	3

30 mm LS), 6 à 10 simples et 5 à 8 paires d'épines en arrière des pelviennes. Le profil préventral est arrondi, sans quille ni carène médiane car les serrae prépelviennes sont réduites à une épine (Fig. 7a, b). En arrière des pelviennes, les serrae sont plus hautes et forment une carène (Fig. 7c, d). Chez les spécimens de plus de 50 mm LS, la base des serrae postpelviennes simples est formée de deux ailes dorsales nettement insérées dans le tissu musculaire abdominal. Les premières serrae sont situées au niveau de la pointe distale des 5ème et 6ème vertèbres chez les adultes et des 7ème à 8ème vertèbres chez les spécimens de moins de 50 mm LS.

Les branchiospines sont allongées, coniques et présentent une membrane à leur base. On compte 12 à 16 branchiospines sur le rameau supérieur du premier arc branchial et 9 à 13 sur le rameau inférieur. Les spécimens de moins de 50 mm LS présentent 7 à 10 branchiospines au rameau inférieur.

Aucune différence, liée à l'origine des spécimens, dans les nombres de rayons aux nageoires, n'a pu être détectée.

À partir des radiographies de 22 exemplaires de 35 à 290 mm LS, nous avons compté 38 à 40 vertèbres + le CP1, dont 10 à 12 vertèbres prédorsales, 12 à 15 vertèbres postdorsales + CP1. L'insertion du premier ptérygiophore de l'anale est située deux à quatre vertèbres en avant de celle du dernier ptérygiophore de la dorsale. On compte 6 à 8 supraneuraux prédorsaux.

Squelette

Mâchoires

Les dents sont fortement implantées dans les mâchoires.

Le processus latéral du prémaxillaire est lamellaire, fin, subrectangulaire, peu incurvé et limité brusquement vers l'arrière au niveau de la dernière dent (Fig. 4a-c). Un appendice osseux fin et court, situé au-dessus de la dernière dent et dirigé vers l'arrière de la mâchoire, permet le support du maxillaire (Fig. 8), juste en avant de son insertion dans le processus antérieur du palatin (Fig. 4d). Le processus ascendant du prémaxillaire est court, fin, pointu et oblique par rapport à l'axe antéropostérieur de l'os. L'extension postérieure est plane, lamellaire et fine, protégée vers l'avant par une lamelle osseuse. Une première fosse de remplacement des dents arrondies est située au-dessus de la dent médiane de la série linguale, suivie par une seconde fosse qui s'étend jusqu'au-dessus de la quatrième dent de la série labiale (Fig. 4c). Les dents sont insérées sur le bord de l'os et forment une paroi continue avec la face externe de l'os. Le maxillaire ne porte pas de dent, le processus descendant est réduit à une lamelle dont l'extrémité inférieure est arrondie et élargie, alors que le processus transverse est fin (Fig. 8).

Le dentaire est fin, lamellaire et peu incurvé, la suture médiane étant composée de 4 à 5 indentations (Fig. 5a, b). La zone de fixation des dents est régulièrement et faiblement oblique. La fosse de remplacement des dents latérales est obstruée par une fine lame osseuse ponctuée de 4 à 5 petites ouvertures ovales (Fig. 5c). La fosse de remplacement de la dent symphysaire est située plus bas sur le dentaire. Le processus dorsopostérieur du dentaire se termine par une pointe projetée au-dessus et en arrière du processus ascendant de l'angulo-articulaire. Sur la face linguale de la mâchoire, le bord supérieur de l'angulo-articulaire présente un processus ascendant qui recouvre le tiers inférieur de l'aile supérieure du dentaire. Le bord de ce processus est lisse chez les jeunes spécimens mais très dentelé chez les plus grands. Le rétroarticulaire est triangulaire, situé légèrement en avant de la verticale à la fosse de l'angulo-articulaire. L'os coronomeckélien est ovale, allongé, et l'extré-

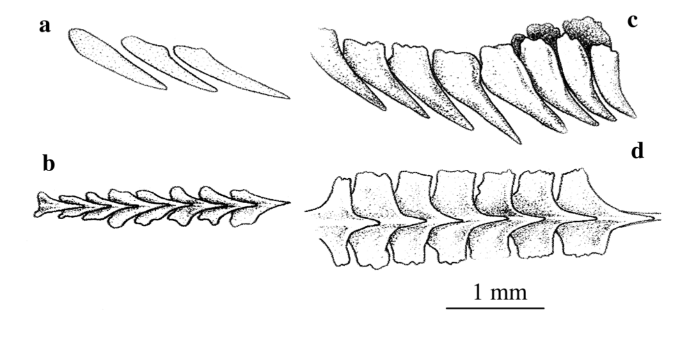


Figure 7. - Serrae abdominales chez *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-310, 34 mm LS. Serrae prépelviennes : **a** : Vue latérale, **b** : Vue ventrale ; Serrae postpelviennes : **c** : Vue latérale, **d** : Vue ventrale. *[Abdominal serrae in* Tometes trilobatus*, MNHN 1998-310, 34 mm SL. Prepelvic serrae: **a**: Lateral view, **b**: Ventral view; Postpelvic serrae: **c**: Lateral view, **d**: Ventral view.]*

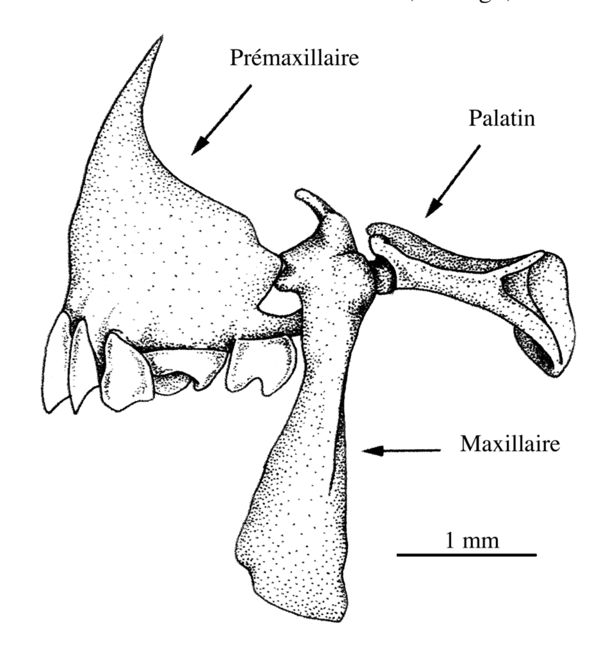


Figure 8. - Maxillaire chez *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-309, 55 mm LS. Vue *in situ*. *[Maxillary* in Tometes trilobatus*, MNHN 1998-309, 55 mm SL. View* in situ.*]*

mité terminale est légèrement indentée chez les plus grands spécimens. Les dents sont situées sur le bord de la lame osseuse et forment une surface continue avec celle-ci.

Série circum-orbitaire (Fig. 9)

L'infraorbitaire 1 est triangulaire. L'infraorbitaire 2 est plus étroit sur la partie postérieure. Sa pointe antérodorsale est courte et parfois logée dans une gorge de l'infraorbitaire 1, alors que la pointe postérodorsale est courte et arrondie. L'infraorbitaire 3 est étroit, allongé et subrectangulaire, parcouru sur le dernier tiers par un rameau du canal sensoriel bifurqué. L'infraorbitaire 4 est court et trapézoïdal, parcouru sur toute sa largeur, par un rameau oblique du canal sensoriel. L'infraorbitaire 6, presque réduit au seul canal sensoriel en Y chez les jeunes, est large et ovale chez les plus grands spécimens. L'antorbitaire a la forme d'une petite massue. Le supraorbitaire est allongé et fin chez les jeunes, mais il est large et proéminent chez les grands spécimens et sa crête latérale au-dessus de l'œil est nettement marquée sur les poissons entiers.

Suspensorium (Fig. 10)

La branche postérieure du carré est divisée en deux rameaux, l'un plus court, trapu, à bord droit, vient au contact du métaptérygoïde, et l'autre plus allongé, terminé en pointe vient s'insérer dans une gorge du préopercule. Le processus dorsal du métaptérygoïde est large et se termine en pointe. Le processus antérieur est plus étroit et le profil dorsal du métaptérygoïde est très concave. Le bord inférieur du processus postérieur du métaptérygoïde présente une encoche nettement marquée. Le symplectique participe à la fenêtre métaptérygoïde-carré chez les jeunes, mais le processus ventropostérieur du métaptérygoïde, proche du processus supéropostérieur du carré, vient à son contact chez les plus grands spécimens. L'ectoptérygoïde ne porte pas de dents chez les spécimens diaphanisés (34 et 55 mm LS). Le palatin est rectangulaire, massif, et l'encoche dans laquelle vient se loger le maxillaire est très profonde.

L'hyomandibulaire présente un processus antéroventral pointu, mais de taille réduite. L'operculaire est étroit et allongé. L'opercule est étroit. Son profil dorsal est régulier et l'extrémité est plus pointue qu'arrondie.

Arc hyoïde et appareil branchial

Les deux premiers rayons branchiostèges sont insérés juste en arrière de la constriction médiane du cératohyal antérieur. La constriction médiane du cératohyal est très prononcée. L'interhyal est court et trapu (Fig. 11a).

Chez deux spécimens de 34 et 55 mm LS, les pharyngobranchiaux 2 (Fig. 11b, c) et 3 (Fig. 11d, e) présentent respectivement 11-15 et 13-15 denticules situés sur un pédoncule postéro-ventral en relief sur les pharyngobran-

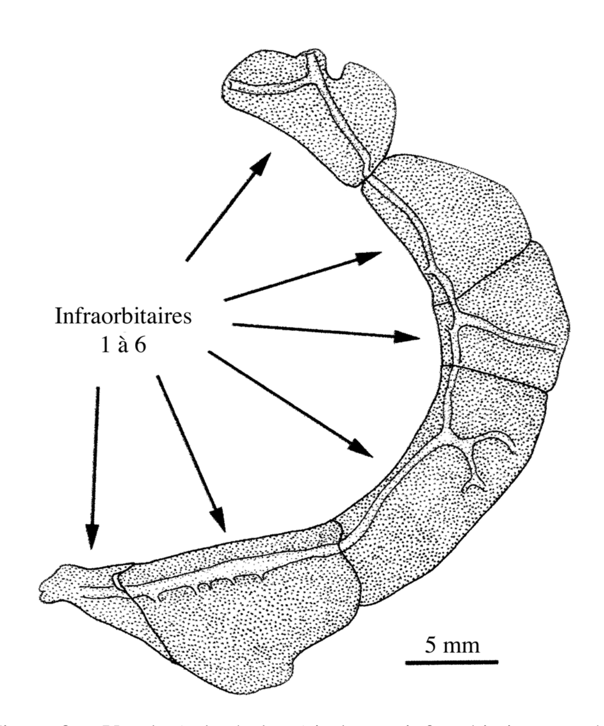


Figure 9. - Vue latérale de la série les os infraorbitaires gauches chez *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-138, 220 mm LS. *[Lateral view of left infraorbital bones serie in* Tometes trilobatus, *MNHN 1998-138, 220 mm SL.]*

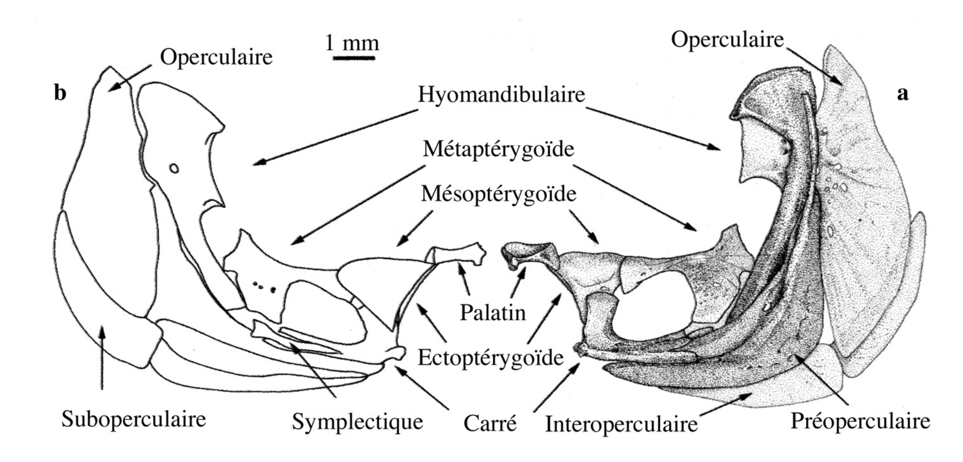


Figure 10. - *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-309, 55 mm LS. **a** : Vue latérale externe du suspensorium gauche ; **b** : Vue schématique latérale interne. *[*Tometes trilobatus, *MNHN 1998-309, 55 mm SL.* ***a:*** *External lateral view of left suspensorium;* ***b:*** *Schematic internal lateral view.]*

chiaux.

La membrane postérieure des branchiospines est recouverte de denticules très courts conférant un aspect irisé aux membranes.

Neurocrâne

Le neurocrâne est haut, large et léger. En vue latérale, l'ensemble a un aspect de triangle isocèle dont la base serait la partie postérieure du crâne (Fig. 12a). Le supraoccipital est en continuité avec le profil dorsal du neurocrâne qui est rectiligne, sans concavité au niveau de la barre épiphyséale. En avant d'une constriction dorsoventrale très nette, le parasphénoïde est comprimé latéralement et présente une quille abdominale. En arrière de cette constriction, le parasphénoïde développe une expansion ventrale immédiatement ouverte en deux fines lames osseuses. Le bord dorsal du parasphénoïde est rectiligne et l'articulation avec le prootique puis le basioccipital est rectiligne.

En vue dorsale, la fontanelle est ouverte sur toute la longueur du frontal et du pariétal, depuis le bord postérieur du mésethmoïde, et s'étend sous forme d'une gorge sur les deux tiers proximaux du supraoccipital (Fig. 12b). En vue ventrale, le toit de l'orbite s'étend sur les deux tiers du crâne, à la partie postérieure de laquelle on note l'ample ouverture du foramen optique.

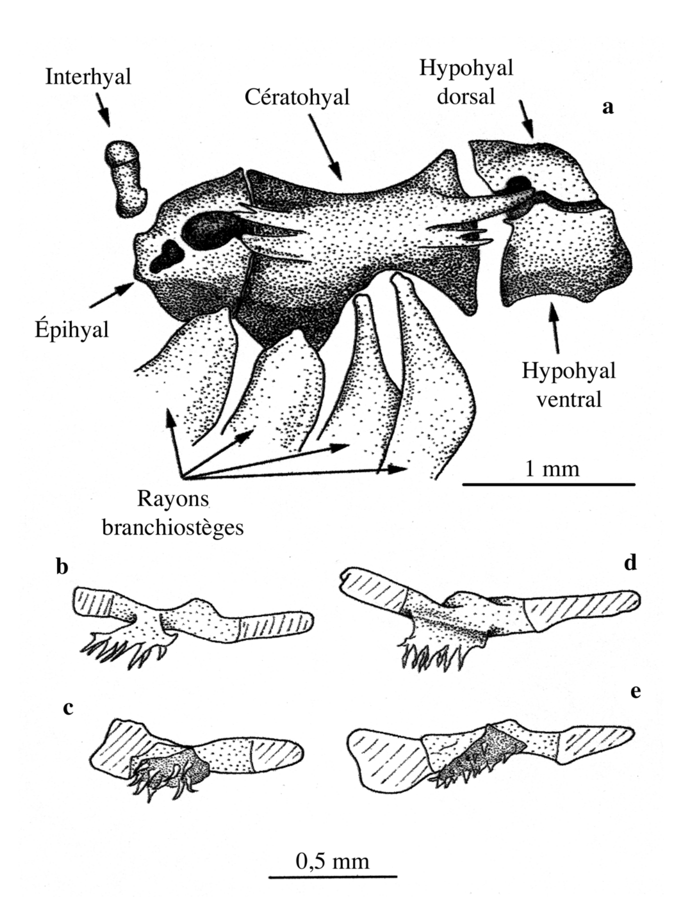


Figure 11. - *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-310, 34 mm LS. **a** : Vue latérale externe de l'arc hyoïde droit ; Pharyngobranchial 2, **b** : Vue latérale, **c** : Vue dorsale ; Pharyngobranchial 3 : **d** : Vue latérale, **e** : Vue ventrale. *[*Tometes trilobatus*, MNHN 1998-310, 34 mm SL.* ***a****: External lateral view of the right hyoïde arch; Second pharyngobranchial:* ***b****: Lateral view,* ***c****: Dorsal view; Third pharyngobranchial:* ***d****: Lateral view,* ***e****: Dorsal view.]*

Région ethmoïdienne. - En vue supère, le mésethmoïde est très large et en forme de triangle isocèle. C'est le bord postérieur du mésethmoïde qui limite la fontanelle vers l'avant. Les deux ailes latérales du mésethmoïde sont très réduites. La gorge réservée au processus ascendant du prémaxillaire, en partie enchâssée sous l'épine supraethmoïde, s'étend à peine jusqu'à la moitié de l'os, sans atteindre l'articulation avec le frontal. En vue latérale et vers l'avant, le mésethmoïde est réduit à une pointe antéroventrale incurvée et projetée en avant du vomer. Le toit du mésethmoïde est très fin. Le processus descendant de l'ethmoïde latéral, fin et lamellaire, est de forme rectangulaire en vue frontale. Le processus antérieur de l'ethmoïde latéral et le processus postérieur du mésethmoïde délimitent une très large fenêtre olfactive. Le vomer participe au bord de la fenêtre olfactive chez les juvéniles (Fig. 12a). Chez les adultes, en revanche, le processus antérieur de l'ethmoïde latéral vient au contact du processus postérieur du mésethmoïde et le vomer, immédiatement sous la suture mésethmoïde-ethmoïde latéral, est exclu du bord de la fenêtre olfactive (Fig. 13a).

Les capsules olfactives sont largement ouvertes, mais séparées par un septum internasal sagittal, situé sur la moitié antérieure des fosses. Le septum internasal est une lame osseuse formée par une expansion ventropostérieure du toit du mésethmoïde et une expansion dorsale du vomer. La fenêtre nasale est limitée vers l'arrière par une expansion antéromédiane de l'ethmoïde latéral qui n'entre en contact vers l'avant ni avec son homologue, ni avec le septum nasal, définissant un large myodome antérieur impair réduit à un compartiment (Fig. 13b). Ces fines lames osseuses sont ornées de digitations latérales (Fig. 13a). Le foramen olfactif, passage du nerf olfactif, est largement ouvert au niveau de ces lames osseuses. Situé au-dessus, le canal du *ramus ophthalmicus*, bien que plus étroit que le foramen olfactif, est bien visible en vue frontale de l'ethmoïde latéral.

En vue ventrale, l'extrémité des ethmoïdes latéraux est réduite à une fine lame. La partie antérieure du vomer, en forme d'écusson, est prolongée par un appendice ovale et allongé qui s'étend jusqu'au niveau du processus médian de l'ethmoïde latéral. Le vomer délimite avec les processus antérieur et médian de l'ethmoïde latéral, une ample lacune dans le plancher entre les capsules nasales et la cavité buccale (Fig. 13c) dont l'isolement est assuré par un tissu conjonctif fin sur lequel est déposée une couche adipeuse importante.

Région orbitaire. - L'ethmoïde latéral et le bord latéral du frontal avec le sphénotique déterminent une très ample cavité orbitaire. La longueur de l'orbite, prise entre les pointes de l'ethmoïde latéral et du sphénotique atteint 40 à 45% de la longueur du neurocrâne prise entre la pointe du mésethmoïde et le bord postérieur de l'épiotique. C'est une taille comparable avec celle observée chez *Myleus setiger* (env. 47%), mais beaucoup plus importante que celle observée (20 à 30%) chez *Colossoma macropomum*, *Piaractus brachypomus* ou *Serrasalmus rhombeus*. Une fenêtre olfactive et une cavité orbitaire amplement ouvertes, combinées à une fosse dilatatoire étroite et un pariétal étroit en avant du canal supratemporal, placent le bord postérieur de la cavité orbitaire bien en arrière de la barre épiphyséale, presque à la verticale de l'origine du supraoccipital, comme chez *Myleus setiger*. En revanche, chez *Colossoma*, *Piaractus* et *Serrasalmus*, le bord postérieur de la fosse est situé en avant de la barre épiphyséale.

L'orbitosphénoïde présente une forme de L inversé. La suture avec le frontal, située au niveau du toit de la fosse orbitaire à la partie antérieure, se poursuit obliquement jusqu'au ptérosphénoïde. L'articulation ptérosphénoïde-orbitosphénoïde est presque verticale. Le bord inférieur de l'orbitosphénoïde est nettement séparé du parasphénoïde. Le processus antérieur de l'orbitosphénoïde est subrectangulaire mais n'atteint pas les expansions médianes de l'ethmoïde latéral qui déterminent la paroi antérieure de l'orbite. Il n'y a aucune expansion du processus ascendant de l'orbi-

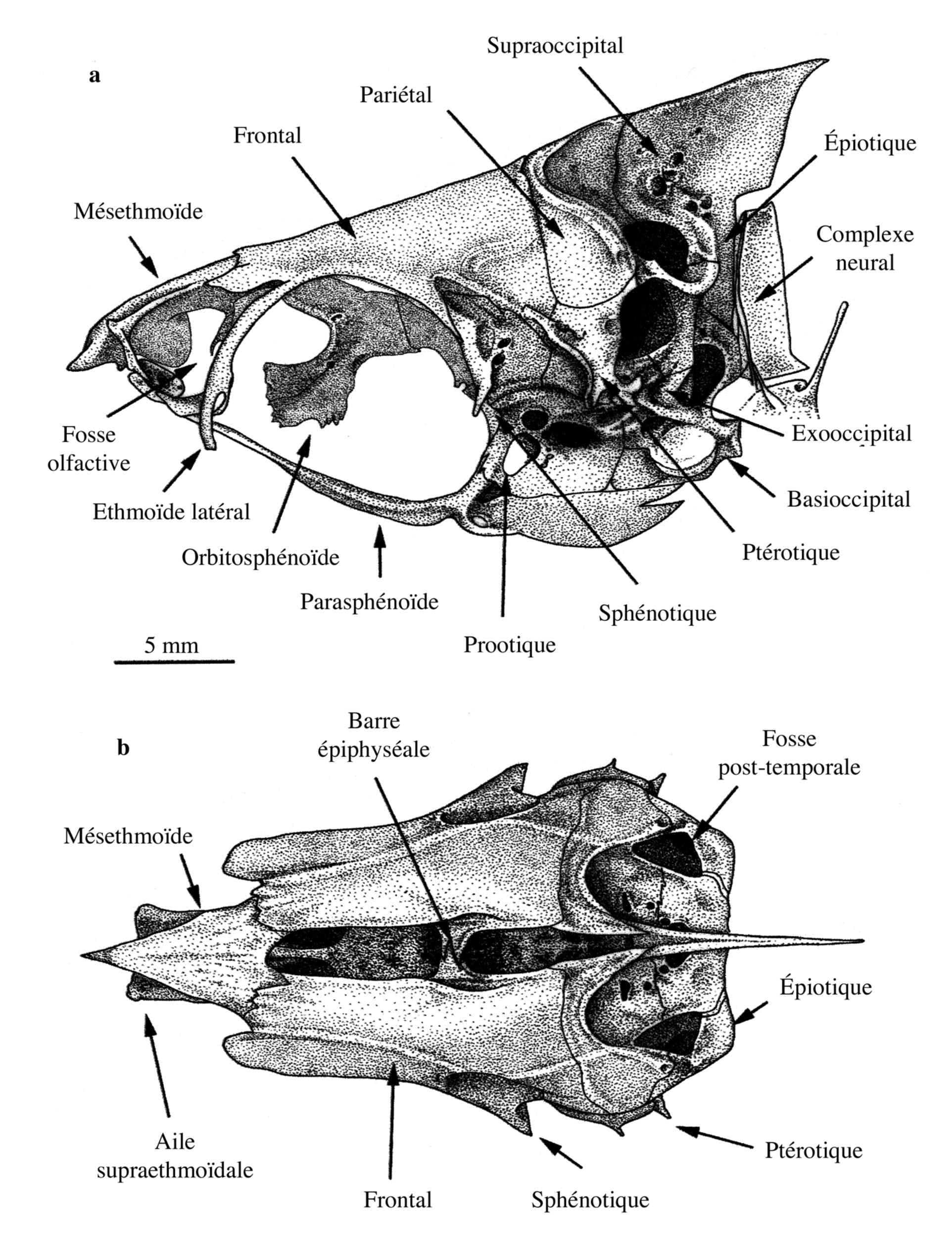


Figure 12. - Neurocrâne de *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-309, 55 mm LS. **a** : Vue latérale gauche ; **b** : Vue dorsale. *[Neurocranium of* Tometes trilobatus*, MNHN 1998-309, 55 mm SL.* ***a:*** *Left lateral view;* ***b:*** *Dorsal view.]*

tosphénoïde en avant de l'origine de la suture frontale-orbitosphénoïde (Fig. 13b).

Limité vers l'avant par l'orbitosphénoïde, latéralement par le ptérosphénoïde et postérieurement par le prootique, le foramen optique est très amplement ouvert et en forme d'étrier (Fig. 14a). En particulier, le ptérosphénoïde délimite le bord du foramen optique sur plus des deux tiers de sa longueur.

Le ptérosphénoïde est large et présente de nombreux foramens. Le plus large est le foramen du nerf trochléaire situé près de la suture avec le sphénotique, mais complètement inclus dans le ptérosphénoïde. Malgré tout, cet os présente une surface courbe homogène. La suture dorsale avec le sphénotique et le frontal forme un arc de cercle continu. En vue frontale, le processus épineux du sphénotique a l'aspect d'une aile. Le bord ventral forme un arrondi concave en continuité avec le bord du prootique, sauf au niveau de la suture des deux os où l'on observe une nette convexité formant la partie antérieure de la fosse de l'hyomandibulaire. La face frontale du sphénotique est régulièrement courbe, marquée par de nombreux foramens dont certains sont directement en contact avec la fosse dilatatoire au travers de l'os.

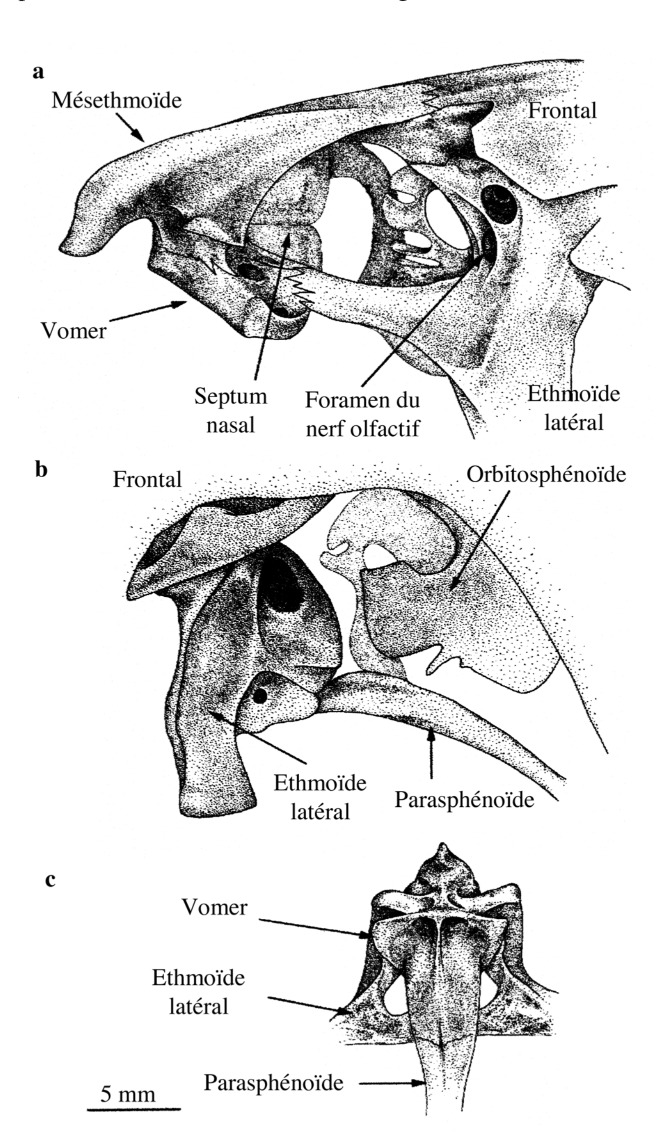


Figure 13. - *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-138, 220 mm LS. **a** : Détail de la fenêtre olfactive ; **b** : Vue postérieure du myodome antérieur ; **c** : Vue ventrale du vomer. *[*Tometes trilobatus*, MNHN 1998-138, 220 mm LS. **a**: Detail of olfactory opening; **b**: Posterior view of anterior myodome; **c**: Central view of vomer.]*

La face frontale du prootique est subquadrangulaire et le foramen du trigémino-facial est situé au fond d'une dépression au centre de l'os. Le pont prootique, définissant la limite entre foramen optique et myodome postérieur, est situé au niveau de la limite antérieure du prootique. Le myodome, postérieur à une cavité extracrânienne (Daget, 1964 : 213), est très largement ouvert mais possède un seul compartiment. Le myodome reste très large jusqu'au niveau de la bulle osseuse du basioccipital. Le muscle droit externe de l'œil forme une bande musculaire plus large que les autres muscles de l'œil et occupe seul le myodome postérieur.

Fosse dilatatoire et région optique. - La fosse dilatatoire est allongée et étroite (Fig. 14b). La face latérale du sphénotique, qui détermine la partie ventrale de la fosse, est en forme de losange étroit à grand axe vertical. Le bord postéro dorsal de la fosse est à peine marqué par le bord de la dépression et le frontal ne vient pas en surplomb du bord de la fosse. La suture frontal-sphénotique dans la fosse dilatatoire correspond directement à la suture présente dans la cavité orbitale, car les deux os sont directement joints sans recouvrement. La fosse, que ce soit au niveau du frontal ou du sphénotique, est marquée par de nombreux foramens. La base de l'épine sphénotique présente un pilier dorsopostérieur qui détermine deux foramens ouverts sur un troisième foramen situé sous le pilier, ce dernier étant ouvert dans la cavité orbitaire. Ce pilier marque la limite dorsale de l'implantation du *levator arcus palatini* dont l'insertion est limitée au bord ventral de l'épine. Les foramens de la fosse dilatatoire, situés en position dorsale par rapport au pilier de l'épine sphénotique, correspondent aux attaches du *dilatator operculi* et ceux situés ventralement par rapport à ce pilier correspondent aux attaches du *levator arcus palatini*.

Sur la partie ventrale de la fosse, la suture sphénotique-ptérotique est située au niveau médian de celle-ci. Une lame osseuse du ptérotique forme la paroi postérieure de la fosse dilatatoire. Le processus postéroventral du ptérotique forme une lame osseuse divisée en deux branches courtes. L'extrémité distale de la branche ventrale est pointue, alors que celle de la branche dorsale est droite. La face latérale du ptérotique est allongée verticalement et étroite. L'épiotique est réduit à un os triangulaire en vue latérale.

L'articulation de l'hyomandibulaire s'étend sur le bord

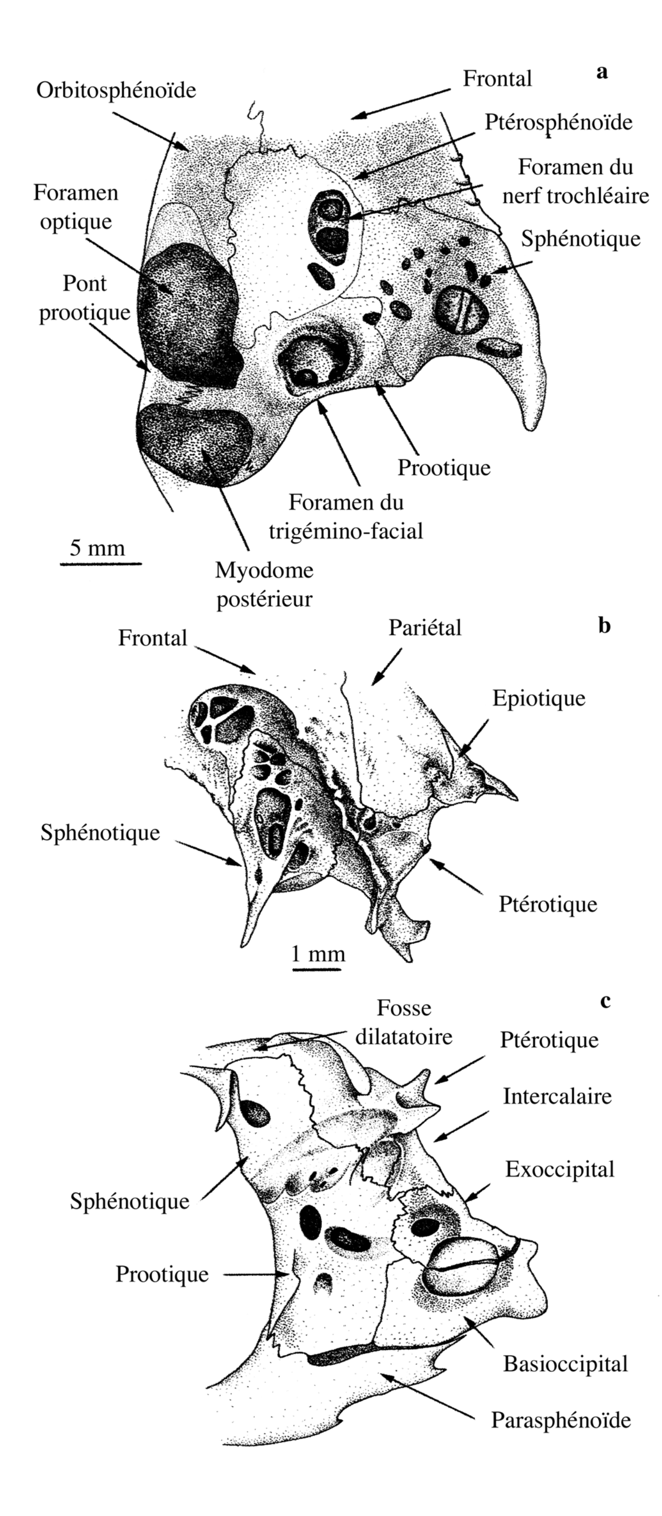


Figure 14. - *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-138, 220 mm LS. **a** : Vue ventrale du toit orbitaire ; **b** : Vue latérale de la fosse dilatatoire gauche ; **c** : Vue latérale gauche du prootique. *[*Tometes trilobatus, *MNHN 1998-138, 220 mm SL. **a**: Ventral view of orbital roof; **b**: Lateral view of left dilatatory fossae; **c**: Left lateral view of prootic.]*

de la branche ventrale du processus postéroventral du ptérotique. L'extrémité antérieure de l'articulation, au niveau de la suture prootique - sphénotique est convexe.

En vue latéroventrale, le prootique a une forme générale rectangulaire, plus haute que large (Fig. 14c). Le foramen auditif est ovale et plus allongé que le foramen du tronc hyomandibulaire du nerf facial situé immédiatement devant. La fosse temporale, située au niveau de la suture ptérotique-prootique, est bordée, ventralement par un bourrelet formé par l'intercalaire. L'intercalaire est en forme de T couché, fermement uni à l'exoccipital. La face latérale de l'exoccipital est triangulaire et présente un seul foramen situé juste au-dessus de la bulle osseuse renfermant l'otolithe lagénaire (*astericus*). Les articulations prootique-basioccipital et exoccipital-basioccipital sont rectilignes. Le bord ventral du basioccipital, d'abord aligné avec celui du prootique, est sinueux dans la partie postérieure, mais l'articulation avec le parasphénoïde n'est pas interdigitée.

Région occipitale. - Le supraoccipital est fin et allongé. Son bord ventral est formé de deux parties rectilignes. La partie antérieure, plus courte, correspond à la zone d'articulation avec le bord supérieur du complexe neural. Ventralement le supraoccipital est formé d'os réticulé. Vers l'avant, il présente une articulation interdigitée avec le pariétal, borde la fosse post-temporale dorsale et, vers l'arrière, s'articule avec la branche postérodorsale de l'épiotique.

Le pariétal forme une bande très étroite en avant du canal supratemporal, puis une large plage en arrière de ce canal, jusqu'au bord de la fosse post-temporale dorsale. La branche postérodorsale de l'épiotique est réduite à une fine tige osseuse.

En vue postérieure la fosse post-temporale ventrale est large et située presque entièrement à la verticale de la fosse dorsale (Fig. 15). L'articulation supraoccipital-exoccipital est située plus bas que la branche postéro-dorsale de l'épiotique. La branche descendante de l'épiotique jusqu'à l'articulation avec le ptérotique est une bande osseuse étroite et oblique. La pointe ventrolatérale du ptérotique est peu décentrée par rapport à la pointe dorsolatérale de l'épiotique. L'exoccipital est formé d'os réticulé. Situé à la partie médiane de l'exoccipital, le foramen occipital latéral est subovale et vertical. Un petit foramen pair est situé sur le côté du *cavum sinus imparfinis* et du *foramen magnum*, au niveau du contact du scaphium avec le neurocrâne. Ce foramen est directement ouvert sur la cavité crânienne. Chez *Brycon* (Weitzman, 1964) et chez *Piaractus brachypomus* (obs. pers.), l'ouverture vers le neurocrâne est dans un axe oblique et le plancher de ce foramen présente un conduit ventroantérieur, en direction des cavités lagénaires.

Appareil de Weber

Le complexe supraneural est subrectangulaire, allongé et étroit. L'articulation du bord dorsal avec le supraoccipital est courte, réduite à la première portion rectiligne du bord ventral du supraoccipital. Le bord postéroventral du complexe neural n'entre pas en contact avec la neurapophyse de la quatrième vertèbre. La jonction entre le complexe neural et les arcs neuraux des troisième et quatrième vertèbres est rectiligne, sans indentation. Le processus ascendant de l'arc neural de la troisième vertèbre est long. Sa pointe atteint le tiers de la hauteur du complexe neural, contre 12 à 20% chez *Piaractus brachypomus*. Le processus latéral de la seconde vertèbre est allongé et de section circulaire.

L'*intercalarium*, en forme de "Y" étroit, présente un foramen situé sur le bord de l'axe chez les grands spécimens.

Les côtes pleurales 5 et 6 développent un processus postéromédian triangulaire qui vient s'appuyer sur la base de la côte suivante. La première chambre de la vessie natatoire vient s'appuyer sur cet ensemble.

Squelette axial et appendiculaire

Ceintures pectorale et pelvienne. - À la ceinture pectorale, le premier postcleithrum est séparé du second (Fig. 16a, b). Le postcleithrum 2 est ovale. Le processus latéral médio-postérieur du postcleithrum 3 est rectangulaire, le bord postérieur étant rectiligne. La pointe ventrale du postcleithrum 3 est allongée et dépasse le bord ventral du coracoïde. Chez les jeunes spécimens, le processus antéro-dorsal de l'extrascapulaire est allongé, fin et courbe donnant une forme de hachette à l'os. En vue latérale, le bord postérieur du cleithrum est ventru et lisse, sans épine antrorse au niveau de la partie inférieure du processus latéral transverse. Le processus latéral transverse forme un repli très marqué au-dessus de la surface du cleithrum. Le bord antérieur du cleithrum est régulièrement concave sauf au niveau de l'attache du mésocoracoïde où il est légèrement convexe. L'attache du mésocoracoïde au cleithrum forme un écusson simple et plat, alors qu'elle présente deux processus bien marqués chez *Piaractus* et *Brycon*. L'attache de la scapula présente un processus dorsoventral effilé, mais la partie médiane de la scapula est au contact de l'attache du mésocoracoïde. Le coracoïde est court et haut. Le processus dorsal et son articulation coracoïde-cleithrum sont longs. Le processus antérieur du coracoïde et son articulation au niveau du cleithrum sont étroits. La fenêtre coracoïde-cleithrum est réduite. Chez les jeunes spécimens de moins de 35-40 mm LS, le bord inféroventral présente un processus pointu (Fig. 16a), alors que dès 50 mm LS la partie ventrale du bord postérieur du coracoïde est arrondie et la pointe est située en position postérodorsale (Fig. 16c).

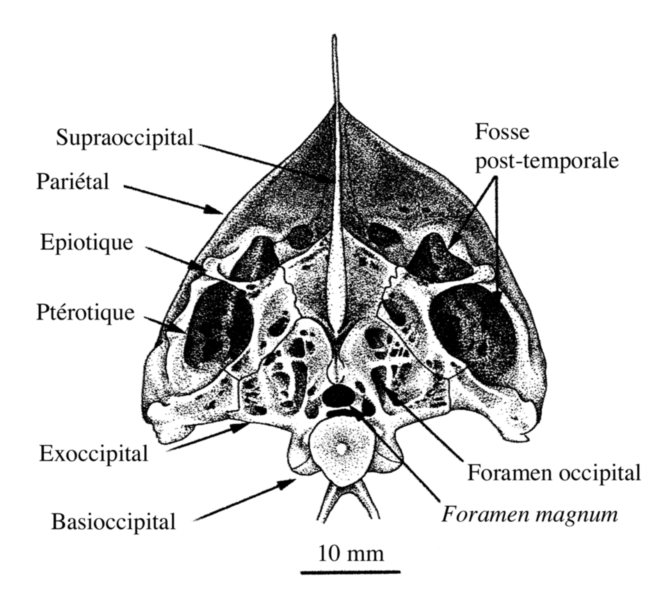


Figure 15. - Vue postérieure de l'aire occipitale du neurocrâne de *Tometes trilobatus*, MNHN 1998-138, 220 mm LS. *[Neurocranium posterior view of* Tometes trilobatus, *MNHN 1998-138, 220 mm SL.]*

L'os pelvien et le processus ischiatique sont allongés. La longueur du processus ischiatique atteint 55 à 60% de la longueur de l'os pelvien.

Squelette des nageoires dorsale et caudale. - L'épine prédorsale située à la base de la nageoire dorsale est pointue, allongée et lisse dans sa partie dorsale. Le bord antérieur du ptérygiophore est rectiligne.

À la nageoire caudale (Fig. 17), l'hypural II est libre de l'hypural I et n'est pas soudé au centrum préural 1 (CP1). L'hypural III, soudé au CP1, est réduit à une bande osseuse étroite. La pointe antérieure de l'hypural IV est accolée au CP1. Les bases des deux épuraux sont situées dans une concavité dorsale du processus neural du CP1.

Coloration

Spécimens préservés en alcool

Située au niveau de la ligne latérale et centrée sur les écailles 6 à 7, une tache humérale, noire et bien contrastée chez les spécimens de 28 à 65 mm LS, est plus étalée et en mosaïque chez les individus entre 100 et 140 mm LS. Aucune tache noire operculaire ou pariétale n'a été observée. Une marque noire située sur le museau en avant de l'œil et se prolongeant sur la lèvre inférieure peut être observée chez les juvéniles de 15 à 30 mm LS. Chez ces spécimens, les flancs présentent des types de coloration complexe. Une série de taches, puis de bandes obliques et fines marquent les myomères de part et d'autre de la ligne latérale. Sur le dos, on note six à sept taches grisées dès 14 mm LS, des taches qui s'élargissent en plaques et s'anastomosent à partir de 20 mm LS. La tache située à la partie postéro supérieure de la tête suit la même évolution. Sur la partie basse des flancs,

seules de petites taches éparses sont visibles. Sur les plus grands spécimens, ces colorations s'atténuent mais des taches grisées éparses peuvent persister au niveau du premier tiers de la ligne latérale, alors que certains grands spécimens présentent des plages grisées plus larges sur les flancs.

La tache dorsale située immédiatement sous l'origine de la nageoire dorsale se prolonge sur la moitié inférieure des 3 à 5 premiers rayons. De teinte nettement plus franche entre 15 et 25 mm LS, elle s'atténue au-delà de cette taille, et disparaît vers 30 mm LS. Le même processus est observé pour la tache située immédiatement au-dessus de l'origine de la nageoire anale qui se prolonge sur le tiers basal des 3 à 5 premiers rayons. Sur la base de la nageoire caudale, deux petites bandes noires en arc de cercle sont présentes chez les juvéniles. Chez les plus grands spécimens, le bord libre de la nageoire adipeuse est marqué d'un filet noir. La partie antérieure, la pointe et une partie du bord supérieur de la dorsale, la partie antérieure et le bord libre de l'anale ainsi que le bord postérieur de la caudale sont grisés à noirs, toujours plus foncés au niveau des lobes de l'anale et de la dorsale. Les nageoires pectorales et pelviennes sont hyalines.

Spécimens vivants

Chez les spécimens de 250 mm LS et plus, le corps est sombre et argenté uniforme, le ventre toujours plus clair que le dos, et certains spécimens présentent une teinte rougeâtre sur les flancs. Les quatre grands spécimens capturés sur l'Amapá Grande présentaient les deux tiers avant des flancs rouge bordeaux. Toutes les nageoires sont noires, nettement

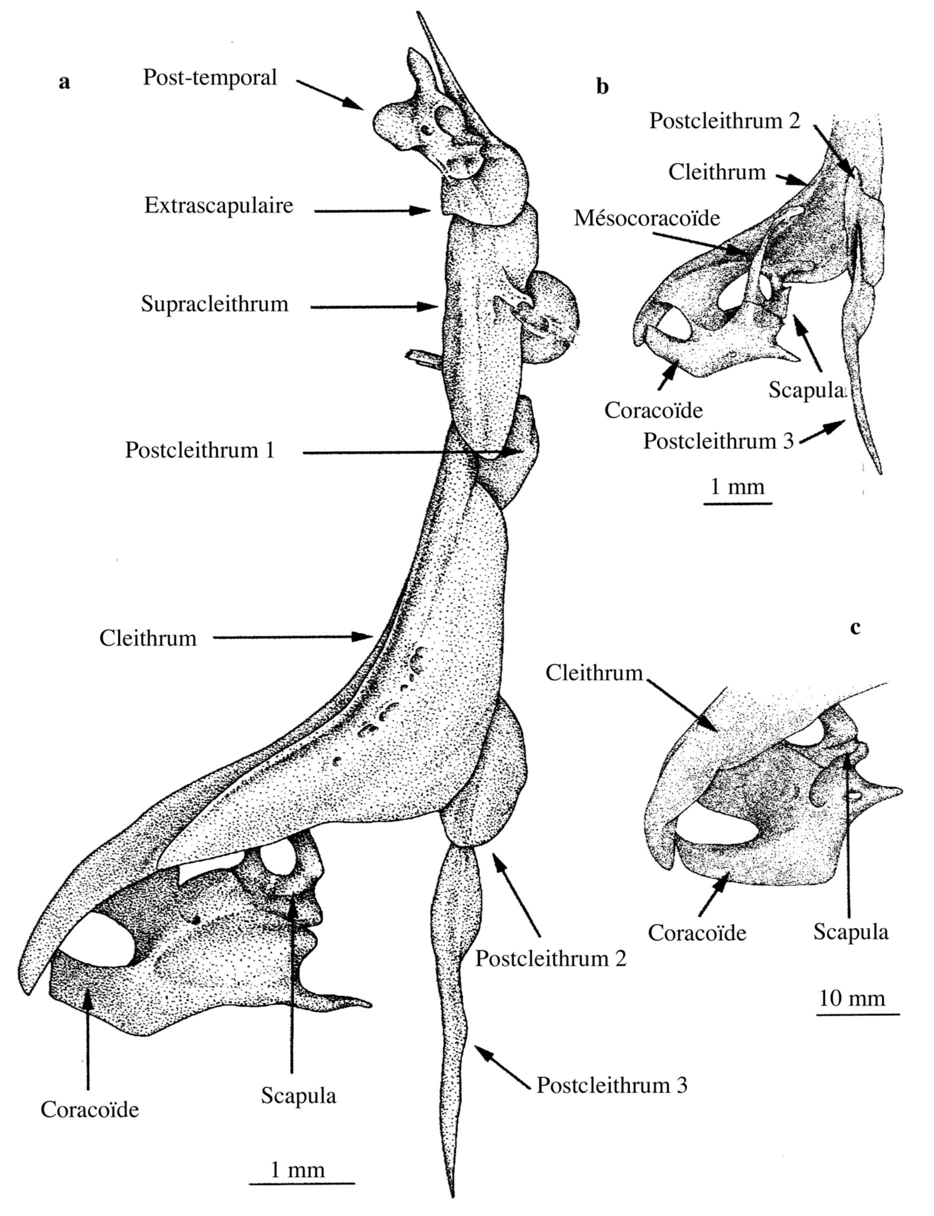


Figure 16. - *Tometes trilobatus*: MNHN 1998-310, 34 mm LS. Squelette de la ceinture pectorale : **a** : Vue latérale externe, **b** : Vue latérale interne. MNHN 1998-138, 220 mm LS. Partie ventrale de la ceinture pectorale gauche : **c** : Vue latérale externe. *[*Tometes trilobatus*: MNHN 1998-310, 34 mm SL. Left pectoral girdle: **a**: External lateral view, **b**: Internal view. MNHN 1998-138, 220 mm SL. Ventral part of left pectoral girdle: **c**: External lateral view.]*

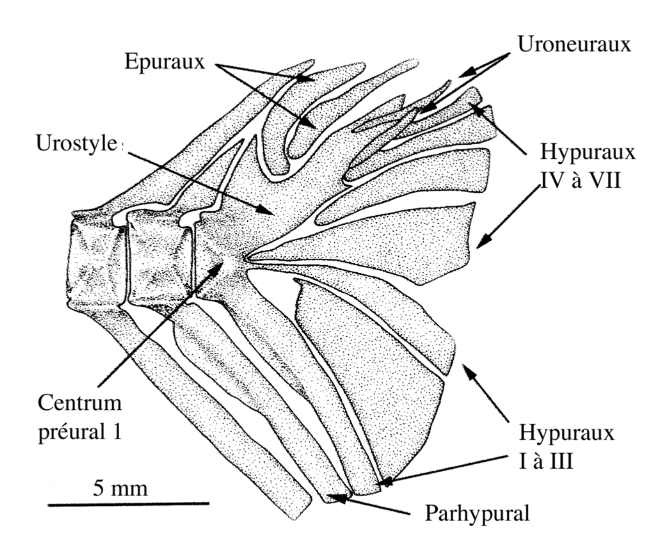


Figure 17. - Squelette de la nageoire caudale chez *Tometes trilobatus*, MNHN 1981-508, 145 mm LS. *[Caudal skeleton of* Tometes trilobatus*, MNHN 1981-508, 145 mm LS.]*

plus foncées que le corps.

DISCUSSION

Comparaison avec les types de *Tometes*

Les caractères méristiques présentés par les spécimens décrits ci-dessus (Tab. III) sont confondus avec ceux des types de *Tometes trilobatus* (Tab. I), en particulier en ce qui concerne le faible nombre de rayons à la nageoire dorsale. Les serrae prépelviennes, préservées chez un des types, sont peu nombreuses et réduites à une épine. Malgré l'étirement dont les types aient pu faire l'objet au cours du processus de taxidermisation, la forme générale du corps (Fig. 18a, c), et plus particulièrement la forme allongée de la tête des spécimens décrits plus haut, sont très proches. La forme des dents, décrites ici pour les spécimens de l'Oyapock à l'Araguari, correspond parfaitement à ce que nous pouvons encore observer chez les types de *T. trilobatus* (Fig. 18b). Le second lobe à l'anale observé chez les types correspond en fait à un caractère sexuel secondaire déjà observé ailleurs chez *Mylesinus* (Jégu *et al*., 1989) et chez *Myleus setiger* (Jégu et Santos, 2002). Il ne fait donc aucun doute que ces spécimens doivent être placés avec *Tometes trilobatus*.

L'holotype de *Tometes unilobatus* diffère des types de *Tometes trilobatus* par l'absence d'un second lobe à l'anale, remplacé par un premier lobe du même type que celui que

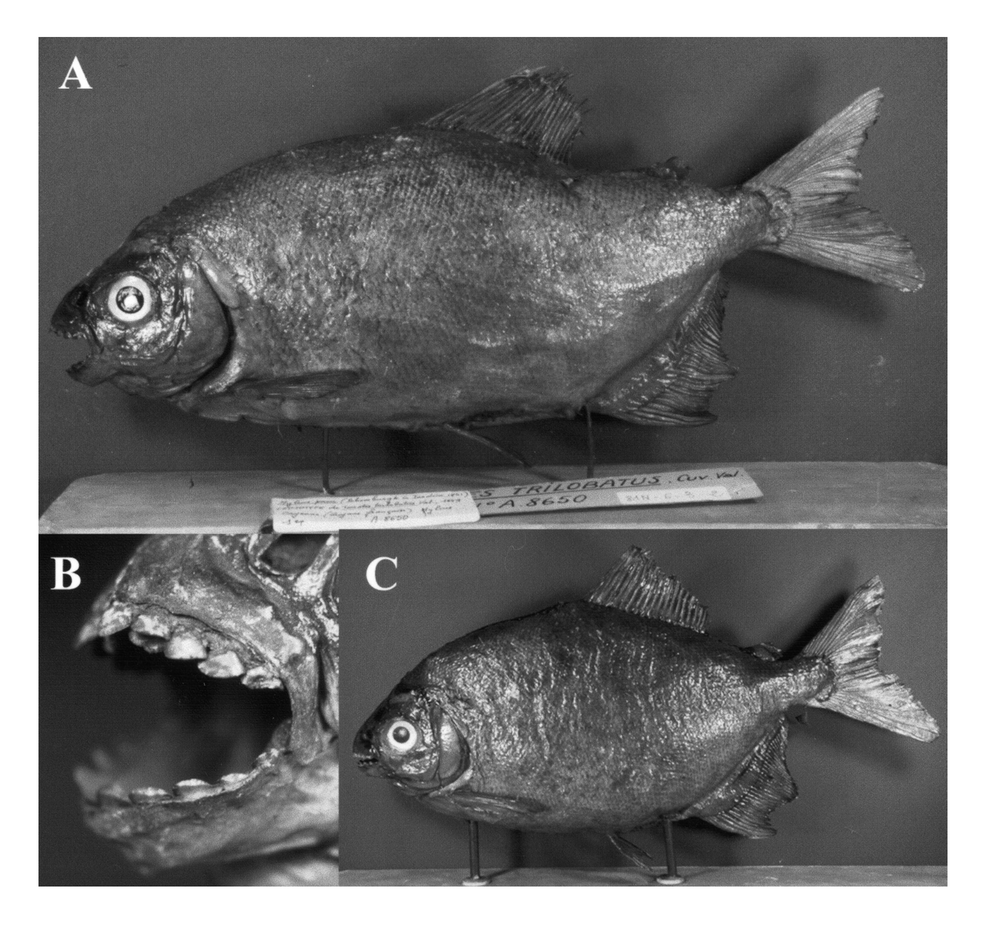


Figure 18. - MNHN A.8650, lectotype de *Tometes trilobatus*, 325 mm LS. **a** : vue latérale ; **b** : Détail des dents ; **c** : Paralectotype de *Tometes trilobatus*, 370 mm LS. *[MNHN A.8650, lectotype of* Tometes trilobatus*, 325 mm SL. **a**: Lateral view; **b**: Detail of the teeth; **c**: Paralectotype of* Tometes trilobatus*, 370 mm SL.]*

l'on peut observer chez les femelles de *Tometes trilobatus*. Ce spécimen semble avoir été moins déformé au cours de la taxidermisation (Fig. 19a). Il est moins allongé que les types de *Tometes trilobatus*, ce qui se traduit par des valeurs parfois plus importantes de certains caractères (Tab. I). L'holotype de *T. unilobatus* présente des critères très proches des spécimens de *T. trilobatus* et, en particulier, des plus grands spécimens femelles. Nous proposons de placer *T. unilobatus* (Valenciennes, 1850 : 228) en synonymie avec *T. trilobatus* (Valenciennes, 1850 : 226).

L'holotype de *Tometes altipinnis* Valenciennes, 1850 (MNHN A.8652, 315 mm LS) (Fig. 19b) est aussi un spécimen allongé (Tab. IV). La denture est proche de celle de *T. trilobatus*. Les dents sont incisiformes bicuspides, engrenées au dentaire, et les deux séries de dents du prémaxillaire sont juxtaposées. Les dents médianes de la série antérieure sont séparées les unes des autres latéralement et les dernières dents sont sigmoïdes. En revanche, on note un grand nombre de serrae (53 *vs*. 38-40 chez *T. trilobatus*) et, en particulier, les serrae prépelviennes (34 *vs*. 11-24 chez *T. trilobatus*) dont les premières sont situées juste en arrière de la verticale à la base des pectorales. Ce spécimen ayant été taxidermisé, la comparaison de ses caractères morphométriques avec ceux *de Tometes trilobatus* reste délicate même si quelques différences peuvent être observées (Tab. IV). Néanmoins, *Tometes altipinnis* semble bien une espèce différente de *Tometes trilobatus*. Une étude plus précise du squelette et de l'anatomie, à partir de matériel complémentaire, sera nécessaire pour confirmer ses relations avec le genre *Tometes*.

L'holotype de *Tometes maculatus* Amaral Campos (1944) (MZUSP 3356, 166 mm LS, mâle) est une espèce allongée comme *Tometes trilobatus* (Tab. IV), mais s'en différencie par plusieurs caractères. Les serrae sont plus nombreuses chez *T. maculatus*. En particulier, les serrae prépelviennes, dont les premières sont situées au niveau de l'origine des pectorales, forment une carène abdominale très nette. Par ailleurs, les dents de *T. maculatus* sont des dents molariformes, arrangées comme chez *Myleus (Myloplus)* décrit par Géry (1972 : fig. 17a). Cette espèce doit donc être

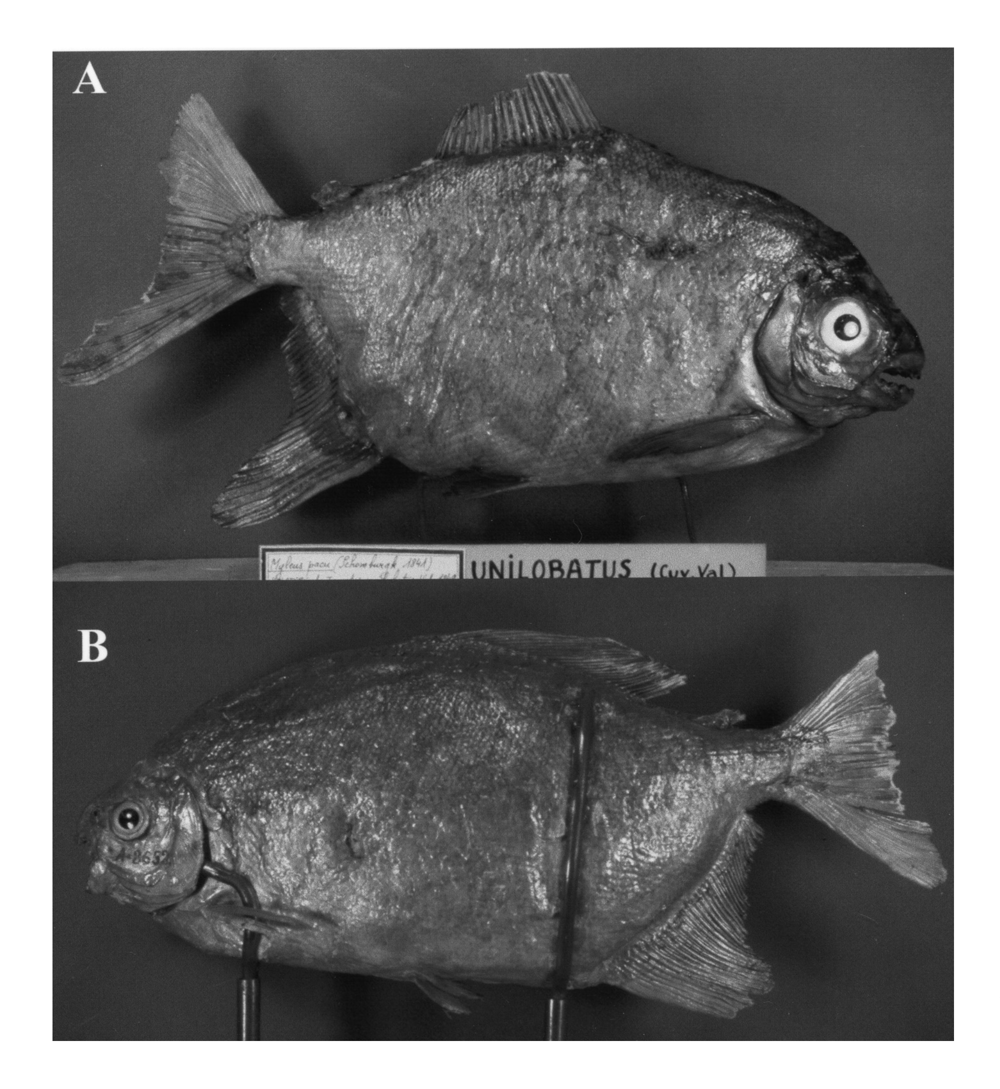


Figure 19. - **a** : MNHN A.8651, Holotype de *Tometes unilobatus*, 355 mm LS ; **b** : Holotype de *T. altipinnis*, 315 mm LS. *[**a**: MNHN A.8651, Holotype of* Tometes unilobatus, *355 mm SL;* ***b****: Holotype of* T. altipinnis, *315 mm SL.]*

placée dans le sous-genre *Myleus (Myloplus)*, espèce-type *M. asterias* (Müller & Troschel), au sein duquel son statut devra être étudié.

Comparaison avec *Myleus setiger* Müller & Troschel, 1844 et *M. knerii* (Steindachner, 1881)

Myleus setiger, espèce-type de *Myleus* Müller & Troschel, et *Myleus knerii* sont deux espèces dont les séries de dents prémaxillaires sont accolées (Jégu et Santos, 2002). Les auteurs ont montré que la forme des dents et la structure de la denture des types de *Tometes trilobatus* différaient de celles de *M. setiger* et *M. knerii*. L'étude développée ci-dessus sur un lot plus important de *Tometes trilobatus* confirme ces premières observations tout en nous apportant de nouveaux critères.

La dent symphysaire en arrière de la série principale du dentaire est plus petite chez *M. setiger* et abritée sous la dent de la série principale. Au prémaxillaire, les dents de la série labiale sont accolées latéralement les unes aux autres chez *M. setiger* (Jégu et Santos, 2002 : fig. 5) alors que les deux premières paires sont bien séparées les unes des autres chez *Tometes*. La forme des dents chez *Myleus setiger*, aussi bien au dentaire qu'au prémaxillaire (Jégu et Santos, 2002 : fig. 6), rappelle celle des dents des juvéniles chez *Tometes*.

Chez les deux espèces, les os des mâchoires sont laminaires, mais ils sont plus courts chez *M. setiger*, très proches de ce que l'on observe chez les juvéniles de *Tometes*, en particulier au niveau du prémaxillaire (triangulaire chez *M. setiger* et rectangulaire chez *Tometes*). Le processus postérieur du prémaxillaire est beaucoup plus développé chez *Tometes*. Le neurocrâne de *T. trilobatus* est plus allongé que celui de *M. setiger*, la fosse olfactive est plus large et le supraoccipital moins dressé.

Ces critères montrent bien que ces deux espèces sont différentes malgré leurs caractères méristiques très proches (Tab. II). Certains se chevauchent un peu moins comme ceux ayant trait aux écailles qui semblent plus nombreuses chez *Myleus setiger* aussi bien en ligne latérale (69-94 *vs*. 63-79 pour *T. trilobatus*) qu'autour du pédoncule caudal (30-40 *vs*. 27-34 pour *T. trilobatus*) ou aux serrae (25-38 *vs*. 30-41 chez les spécimens de plus de 50 mm LS). *Tometes trilobatus* se différencie aussi de *Myleus knerii*, représentant *de M. setiger* dans le Maroni (Jégu et Santos, 2002), par un moins grand nombre de rayons branchus à la dorsale (18-21 *vs*. 24 pour *M. knerii*).

Comparaison avec *Mylesinus* Valenciennes, 1850 et *Ossubtus* Jégu, 1992

Mylesinus, espèce-type *M. schomburgkii* Valenciennes, et *Ossubtus*, espèce-type *O. xinguense* Jégu, présentent aussi deux séries de dents accolées au prémaxillaire. *Tometes trilobatus* se différencie de *Mylesinus* et *Ossubtus* par la forme des dents, plus larges et plus épaisses, moins hautes, avec un lobe central court et large. Les dents de *Tometes* sont solidement insérées sur les mâchoires et les deux dernières dents du prémaxillaire sigmoïdes tricuspides, sont larges et courtes. Chez *Mylesinus* (Jégu et Santos, 1988 ; Jégu *et al*., 1989) et *Ossubtus* (Jégu, 1992), les dents sont hautes, étroites, fines et fragilement insérées sur les mâchoires. Chez ces deux genres, toutes les dents des séries labiales sont planes, avec une couronne rectiligne, y compris les deux dernières dents du prémaxillaire.

Tableau IV. - Principaux caractères méristiques et mophométriques chez les types de *Tometes altipinnis* et *Myleus maculatus*, exprimé en % de LS. *[Main meristic and morphometric characters of types specimens of* Tometes altipinnis *and* Myleus maculatus, *expressed in % of SL.]*

	T. altipinnis MNHN A.8652	*T. maculatus* MZUSP 3356
Sexe	*	mâle
Longueur standard (mm)	315 mm	166 mm
Hauteur du corps	50,8	59,4
Longueur de la tête	24,3	30,2
Distance interorbitaire	11,0	14,7
Diamètre vertical de l'oeil	6,0	10,6
Longueur museau	6,6	7,4
Largeur de l'infraorbitaire 3	2,7	3,9
Largeur de la lacune à la joue	4,6	3,3
Largeur de l'infraorbitaire 4	3,0	3,0
Distance postorbitaire	*	*
Distance prédorsale	60,3	56,4
Base de la dorsale	30,1	36,9
Distance interdorsale	8,2	7,5
Base de l'adipeuse	3,8	3,7
Hauteur du pédoncule caudal	10,4	4,1
Base de l'anale	32,9	33,1
Distance préanale	77,8	76,5
Distance prépelvienne	53,9	*
Distance prépectorale	23,6	30,8
Largeur de la tête	12,8	16,6
Largeur de la mâchoire inférieure	6,7	8,7
Longueur du lobe anal 1	18,1	*
Longueur du lobe anal 2	*	*
Écailles en ligne latérale (hypural)	73	90
Écailles en ligne latérale (total)	*	96
Écailles au pédoncule caudal	32	41
Rayons bifurqués à l'anale	ii + 32	ii + 33
Rayons bifurqués à la dorsale	iii + 22	ii + 25
Serrae prépelviennes	34	28
Serrae postpelviennes	*	5
Serrae préanales	*	12
Serrae totales	53 (± 1)	45
Dents au prémaxillaire	ii + 5	ii + 5
Dents au dentaire	i + 6	i + 5

Chez *Mylesinus*, le dentaire et le processus latéral du prémaxillaire sont plus longs ; le processus transverse du prémaxillaire y est développé en une lame verticale. Les spécimens de plus de 100 mm LS comptent 7 à 14 dents au dentaire chez *Mylesinus* contre 5 chez *Tometes trilobatus*. Les dents de la série interne du prémaxillaire sont séparées les unes des autres chez *Mylesinus* (Jégu *et al*., 1989 : fig. 5) alors qu'elles sont accolées latéralement chez *Tometes trilobatus* et *Ossubtus* (Jégu, 1992 : fig. 5).

Ossubtus se différencie de *Tometes* par une série de caractères. Certains sont liés à l'inclinaison du neurocrâne de 45° par rapport à l'axe du corps (Jégu, 1992 : 251) : bouche infère, dentaire placé à la perpendiculaire du carré, réduction du nombre de dents au dentaire, premières dents de la série labiale du prémaxillaire réduite à une épine. *Ossubtus* se différencie aussi par l'absence de serrae prépelviennes et par un faible nombre de dents aux pharyngobranchiaux 2 (9-10 *vs*. 11-15 chez *T. trilobatus*) et 3 (9-10 *vs*. 13-15 chez *T. trilobatus*).

Position de *Tometes* dans les relations phylogénétiques chez les Serrasalminae

Chez les Serrasalminae, *Tometes* partage, avec *Acnodon*, *Metynnis*, *Myleus*, *Mylesinus*, *Ossubtus* et *Utiaritichthys*, un caractère sexuel secondaire chez les mâles. Il s'agit d'un second lobe à l'anale dont les lépidotriches hypertrophiés et initialement bifurqués sont simples. La pointe de ce lobe est située à l'arrière de l'anale chez *Acnodon*, au niveau des rayons bifurqués 23-25 (Jégu et Santos, 1990 : fig 5), au début de l'anale chez *Metynnis*, au niveau des rayons bifurqués 5 à 7 (Zarske et Géry, 1999 ; obs. pers.) et entre les rayons 12 à 17 chez *Mylesinus* (Jégu *et al*., 1989 : fig. 8), *Ossubtus* (Jégu, 1992 : fig 4a), *Myleus* (Jégu et Santos, 2002) et *Utiaritichthys* (Jégu *et al*., 1992 : 117). C'est seulement chez *Mylesinus*, *Myleus*, *Ossubtus*, *Utiaritichthys* et *Tometes* que la pointe de certains de ces rayons est armée de deux crochets en opposition (Jégu *et al*., 1989 : fig. 8). La présence de crochets sur les rayons de la nageoire anale a déjà été signalée chez des mâles de *Cheirodon* et d'*Hemigrammus* (Géry, 1972 : fig. 6) et de Glandulocauli-nae (Weitzman et Fink, 1985 : fig. 38-43 et 71-74), de *Bryconexodon* (Jégu *et al*., 1991b : fig. 7) et d'autres. Il s'agit d'une paire de crochets latéraux sur les segments de rayons branchus ou non. *Tometes* partage aussi la présence de filaments fins segmentés prolongeant les rayons de la dorsale chez les mâles, et parfois les femelles, de *Myleus* (Ferreira *et al*., 1998 : 74 ; Jégu et Santos : 2002) et *Mylesinus* (Jégu *et al*., 1989 : 56).

Tometes partage avec *Acnodon*, *Myleus*, *Mylesinus*, *Ossubtus* et *Utiaritichthys* la présence d'une fosse dilatatoire étroite associée à une large fosse orbitaire. Mais c'est seulement chez *Myleus setiger*, *Mylesinus*, *Ossubtus* et *Tometes trilobatus* que l'épine supraethmoïde est triangulaire, large, très peu épaisse, définissant une large et haute fosse olfactive. Les ailes latérales du mésethmoïde à la partie postérieure sont très réduites, peu profondes, et associées à un processus ascendant du prémaxillaire fin, court et pointu. Le prémaxillaire et le dentaire sont laminaires. Le processus latéral du prémaxillaire est trapézoïdal à rectangulaire et n'est pas projeté en arrière de la dernière dent. La situation est différente chez les autres sous-genres de *Myleus*, *M. (Myloplus)*, espèce-type *M. asterias*, *M. (Prosomyleus)*, espèce-type *M. rhomboidalis* et *M. (Paramyloplus)*, espèce-type *M. ternetzi* et chez *Utiaritichthys*, espèce-type *U. sennaebragai*. L'examen des espèces-type de ces taxons, directement sur des squelettes ou par radiographies, montre une épine supraethmoïde étroite et pointue, avec de larges ailes latérales sur toute la longueur du mésethmoïde et abritant un processus ascendant large, plat et arrondi à la pointe. Le toit du mésethmoïde est épais, définissant une fosse olfactive étroite. Le prémaxillaire est en forme de L et le processus latéral est réduit à un axe osseux dont l'extrémité est projetée en arrière de la dernière dent. Le matériel utilisé par Machado-Allison (1982b : pl. 24, fig. b ; 1986 : fig. 15) et identifié *Myleus* sp., présente cet état de caractère et doit donc correspondre à un des trois sous-genres de *Myleus* cités ci-dessus. C'est aussi la situation observée chez *Colossoma*, *Piaractus*, *Metynnis* et *Mylossoma* (Machado-Allison, 1986). Machado-Allison (1982b : pl. 24, fig. c ; 1986 : fig. 21) présente, pour *Utiaritichthys,* un prémaxillaire assez proche de celui de *M. setiger* (Jégu et Santos, 2002) ou d'un jeune *Tometes*. L'examen des radiographies d'un des paralectotypes de *U. sennaebragai* (MNRJ 3407) et des types de *U. longidorsalis* Jégu, Morais & Santos (INPA 3638, INPA 4811) montre clairement que le toit du mésethmoïde est épais et le processus ascendant du prémaxillaire est large. L'examen direct des spécimens à travers le tégument permet de confirmer que le prémaxillaire est en L et l'épine supraethmoïde est pointue et étroite chez *Utiaritichthys*. Le matériel identifié comme *Utiaritichthys*, dont Machado-Allison (1982b, 1986) nous fait la description, doit donc appartenir à un autre genre. La situation est intermédiaire chez *Acnodon* dont l'épine supraethmoïde est étroite, allongée, et le mésethmoïde épais mais avec des ailes latérales réduites à la partie antérieure de l'épine.

Orti *et al*. (1996) proposent une analyse phylogénétique chez les Serrasalminae à partir de l'étude des modes et des taux de substitution dans les gènes 12S et 16 de l'ARN mitochondrial. Les hypothèses obtenues indiquent que le genre *Myleus* n'est pas monophylétique (ibis. : fig. 7). Les trois sous-genres *Myleus (Myloplus*), *M. (Paramyloplus*) et *M. (Prosomyleus)* forment le groupe-frère d'un taxon composé de *Myleus (Myleus*), *Mylesinus* et d'un taxon nommé Nov. gen. Ce dernier est en fait une nouvelle espèce de *Tometes* du rio Xingu dont la description est en cours. Il

convient de noter que ni *Ossubtus*, ni *Utiaritichthys* n'ont été étudiés dans ce travail.

À la lumière de ces résultats, les états de caractères cités ci-dessus semblent confirmer la présence d'un groupe monophylétique au sein des Serrasalminae tout comme l'hypothèse de paraphylie de *Myleus*. Un taxon composé de *Myleus (Myloplus)*, *M. (Paramyloplus)*, *M. (Prosomyleus)*, auquel vient s'ajouter *Utiaritichthys*, formerait le groupe-frère de *Myleus (Myleus)*, *Tometes*, *Mylesinus* et *Ossubtus*. La description de nouveaux taxons, la réhabilitation ou la description complémentaire de taxons déjà décrits nous ont permis de mettre en évidence de nouveaux caractères. Seule l'application de ces nouvelles données à l'analyse phylogénétique viendra confirmer ces hypothèses.

Biologie et biogéographie

Planquette *et al*. (1996 : 366) indiquent que la maturation sexuelle interviendrait autour de 12 cm LS. Cette donnée doit être considérée avec prudence car elle est issue de la littérature relative à *Myleus pacu*, un nom sous lequel ont été placées différentes espèces mal identifiées (Jégu et Santos, 2002). Le Bail *et al*. (1989) montrent que chez *M. ternetzi* l'apparition d'un second lobe à l'anale, caractère sexuel secondaire des mâles, précéderait de peu la première spermatogenèse. La longueur du plus petit mâle de *Tometes trilobatus* présentant un second lobe à l'anale est de 29 cm LS. Suivant le modèle observé chez *M. ternetzi*, la taille de première maturation sexuelle chez les mâles de *Tometes trilobatus* serait donc légèrement inférieure à 29 cm LS. C'est une interprétation plus compatible avec la longueur maximale observée chez *T. trilobatus* qui est 51,2 cm LS.

L'intestin de spécimens de 300 à 400 mm LS est infesté de vers nématodes qui rappellent les infestations de *Rondonia rondoni* observées chez *Mylesinus paraschomburgkii* (Thatcher et Jégu, 1996), un autre Serrasalminae rhéophile qui s'alimente presque exclusivement de Podostemaceae (Santos *et al*., 1997).

Tometes trilobatus semble être une espèce associée aux herbiers à Podostemaceae. Planquette *et al*. (1996 : 366) signalent que *M. pacu*, nom sous lequel *T. trilobatus* est cité dans cet ouvrage, se nourrit essentiellement de Podostemaceae, des plantes rupestres caractéristiques des rapides de cette région, et parfois de graines. En prélevant le tractus digestif de quelques spécimens en vue de l'étude des parasites intestinaux, nous avons observé des Podostemaceae en abondance dans les estomacs. *Tometes*, *Mylesinus* et *Ossubtus* présentent un régime alimentaire étroitement lié aux Podostemaceae, associé à une hyperinfestation parasitaire, tandis que *Myleus (Myleus)*, *Myleus (Myloplus)*, *Myleus (Paramyloplus) et Myleus (Prosomyleus)* présentent un régime alimentaire moins spécialisé et composé de feuilles exogènes, de fruits ou de graines et d'invertébrés (Leite, 1987 ; Boujard *et al*., 1988 ; Taphorn, 1992 ; Jégu et Pagezy, 1999).

La typologie des localités de collecte de *T. trilobatus* confirme qu'il s'agit d'une espèce rhéophile, comme l'indiquent Jégu et Keith (1998 : tab. 1) pour l'Araguari. Dans les trois bassins considérés (Oyapock, Flexal et Araguari), les captures ont toujours eu lieu dans les hauts cours et plus particulièrement dans les zones de rapides. Il est remarquable de souligner que malgré les importants efforts de collecte consentis dans les zones basses des fleuves, des zones de marais, parfois pendant plusieurs années consécutives comme l'IEAP de Macapa dans la réserve de Piratuba, ou Fily dans le bas Oyapock, aucun spécimen de *T. trilobatus* n'a été signalé des zones marécageuses. Les amérindiens Palikur du bas Oyapock, les caboclos brésiliens résidant au village de Taparabu, les pêcheurs français ou brésiliens interrogés sur les marchés de St. Georges et Oiapoc ainsi que les riverains des rapides de Maripa sur l'Oyapock, sont unanimes pour affirmer que cette espèce vit en amont sur le fleuve, à partir des rapides de Maripa.

Puyo (1949) fait référence à *Myletes pacu* de grande taille (40 à 60 cm) dans l'Approuague. Les caractéristiques méristiques présentées par Puyo ne permettent pas d'identifier l'espèce. Il peut tout à fait s'agir de *Myleus rhomboidalis*, une grande espèce, dont le type de coloration de reproduction correspond à celui que Puyo décrit et figure (1949 : 142, fig. 70) et qui est par ailleurs citée dans ce fleuve par d'autres auteurs (Planquette *et al*., 1996 : 368 ; Boujard *et al*., 1997 : 101, pl. 13).

Remerciements. - Tous nos remerciements à Raimundo, Roberval, Agenor et Carlito, techniciens et pêcheurs à l'INPA, Manaus pour leur obstination dans la recherche des spécimens dans des zones turbulentes de l'Amapá. Nos remerciements à F. Meunier et M. Beaunier qui ont eu la gentillesse d'assurer une relecture constructive du manuscrit. Les dessins ont été repris à partir des ébauches par E. Belmont-Jégu à qui nous adressons tous nos remerciements.

RÉFÉRENCES

AMARAL CAMPOS A., 1944. - Peixes da subfamília Mylinae existentes na coleção do departamento de zoologia da Secretaria da Agricultura de São Paulo. *Pap. Avulsos Dep. Zool. (São Paulo)*, 4(14): 197-212.

BERTIN L., 1948. - Catalogue des types de poissons du Muséum national d'Histoire Naturelle. 3ème partie. Ostariophysaires (Characiniformes, Gymnotiformes): 1-49.

BOUJARD T., LE BAIL P.-Y. & P. PLANQUETTE, 1988. - Données biologiques sur quelques espèces continentales de Guyane française d'intérêt piscicole. *Aquat. Living Res*., 1: 107-113.

BOUJARD T., PASCAL M., MEUNIER F.J. & P.-Y. LE BAIL, 1997. - Poissons de Guyane. Guide écologique de l'Approuague et de la Réserve des Nouragues. 219 p. Paris: INRA.

COURTEMANCHE M. & V. LEGENDRE, 1985. - Os de Poissons: Nomenclature codifiée, noms anglais et français. 61 p. Bibliothèque nationale du Québec.

CUVIER G., 1818. - Sur les poissons du sous-genre *Myletes*. *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, 4: 444-456.

CUVIER G. & A. VALENCIENNES, 1850. - Histoire Naturelle des Poissons, 22: 1-532.

DAGET J., 1964. - Le crâne des téléostéens. *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, ser. A, Zool., 31(2): 163-342.

EIGENMANN C.H., 1912. - The freshwater fishes of Bristish Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Mem. Carnegie Mus.*, 5(1): 1-578.

EIGENMANN C.H., 1915. - The Serrasalminae and Mylinae. *Ann. Carnegie Mus.*, 9(3-4): 226-272.

FERREIRA E.J.G., ZUANON J.A.S. & G.M. DOS SANTOS, 1998. - Peixes comerciais do médio Amazonas: Região de Santarém, Pará. 211 p. IBAMA, Brasilia.

FINK W.L., 1993. - Revision of the piranha genus *Pygocentrus* (Teleostei, Characiformes). *Copeia* 1993(3): 665-687.

FOWLER H.M., 1950. - Os peixes de água doce do Brasil. *Arq. Zool. Est. São Paulo*, VI: 205-404.

GEAY F., 1899. - Rapport d'exploration aux régions contestées de l'Amérique équinoxiale (1897-1898). 43 p. Paris: Noisette & Cie.

GÉRY J., 1972. - Poissons characoïdes des Guyanes. I. Généralités. II. Famille des Serrasalmidae. *Zool. Verh.* (Leiden), 122: 1-250.

GÉRY J., 1976. - Les genres de Serrasalmidae (Pisces, Characoidei). *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam*, 5(6): 47-54.

GÉRY J., 1977. - Characoids of the World. 672 p. New Jersey: T.F.H. Publications, Neptune City.

GÉRY J., PLANQUETTE P. & P.-Y. LE BAIL, 1991. - Faune characoïde (poissons ostaryophysaires) de l'Oyapock, l'Approuague et la rivière de Kaw (Guyane, française). *Cybium*, 15(1): 1-69.

GILL T.N., 1896. - Note on the fishes of the genus *Characinus*. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 18(1058): 213-215.

GOSLINE W.A., 1951. - Notes on the Characid fishes of the subfamily Serrasalminae. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 27(2): 17-64.

GÜNTHER A., 1864. - Catalogue of the fishes in the Bristish Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae, Sternoptychidae, Scopelidae, Stomiatidae in the collection of the Bristish Museum, 5: 1-455.

JARDINE W. & R.H. SCHOMBURGK, 1841. - The Natural history of fishes of Guiana. Part. 1. *In:* The Naturalist's Library, Vol. 3 (Jardine W., ed.), pp. 17-263. Edinburgh: W.H. Lizars.

JÉGU M., 1992. - *Ossubtus xinguense* un nouveau genre et une nouvelle espèce du rio Xingu, Brésil (Teleostei; Serrasalmidae). *Ichthyol. Explor. Freshw.*, 3(3): 235-252.

JÉGU M. & P. KEITH, 1998. - Pour une conservation préventive de l'ichtyofaune dans les marécages côtiers de Guyane orientale. *JATBA*, *Rev. Ethnobiol.*, 40(1-2): 31-52.

JÉGU M., LEÃO E.L.M. & G.M. DOS SANTOS, 1991a. - *Serrasalmus compressus*, une espèce nouvelle du Rio Madeira, Amazonie (Pisces, Serrasalmidae). *Ichthyol. Explor. Freshw.*, 2(2): 97-108.

JÉGU M., MORAIS L.T. DE & G.M. DOS SANTOS, 1992. - Redescription des types d'*Utiaritichthys sennaebragai* Miranda-Ribeiro, 1937, avec la description d'une nouvelle espèce, *U. longidorsalis* (Characiformes, Serrasalmidae). *Cybium*, 16(2): 105-120.

JÉGU M. & H. PAGEZY, 1999. - Écologie des kumaru et étude d'une production traditionnelle des hauts cours des fleuves guyanais. Rapport de fin de contrat, Programme SOFT-1996 du M.A.T.E., Convention IRD – ECOFOR n° 2350, 67 p.

JÉGU M. & G.M. DOS SANTOS, 1988. - Une nouvelle espèce du genre *Mylesinus* (Pisces, Characiformes), *M. paucisquamatus*, décrite du bassin du Tocantins (Brésil, Pará). *Cybium*, 12(4): 331-341.

JÉGU M. & G.M. DOS SANTOS, 1990. - Description d'*Acnodon senai* n. sp. du Rio Jari (Brésil, Amapá) et redescription d'*A. normani* (Teleostei, Serrasalmidae). *Cybium*, 14(3): 187-206.

JÉGU M. & G.M. DOS SANTOS, 2002. - Révision du statut de *Myleus setiger* Müller & Troschel, 1844 et de *Myleus knerii* (Steindachner, 1881) (Teleostei: Characidae: Serrasalminae) avec une description complémentaire des deux espèces. *Cybium*, 26(1): 33-57.

JÉGU M., SANTOS G.M. DOS & E. FERREIRA, 1989. - Une nouvelle espèce du genre *Mylesinus* (Pisces, Characiformes), *M. paraschomburgkii*, décrite du rio Uatumã et du rio Trombetas (Brésil, Amazonie). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 22(1): 49-62.

JÉGU M., SANTOS G.M. DOS & E. FERREIRA, 1991b. - Une nouvelle espèce de *Bryconexodon* (Pisces, Characidae) décrite du bassin du Trombetas (Pará, Brésil). *J. Nat. Hist.*, 25(3): 773-782.

JORDAN D.S., 1919. - The genera of fishes, part II, from Agassiz to Bleeker, 1833-1858, twenty-six years, with the accepted type of each. A contribution to the stability of scientific nomenclature. *Leland Stanford Jr. Univ. Publ.*, *Univ. Ser.*, 36: 163-284.

KNER R., 1860. - Zur Familie der Characinen. III. Folge. Der ichthyologischen Beiträge. *Denkschr. K. Akad. Wiss.*, Wien, 17: 9-62.

LE BAIL P.-Y., MARGUERIDON P., CAUTY C., PLANQUETTE P, PRÉVOST E. & M. LOIR, 1989. - Biologie de la reproduction de *Myleus ternetzi*. *Aquat. Living Resour.*, 2: 175-184.

LEITE R.G., 1987. - Alimentação e hábitos alimentares dos peixes do rio Uatumã na área de abrangência da usina hidrelétrica de Balbina, Amazonas, Brasil. Dissertação de Mestrado, 71 p. Manaus, AM, Brasil: Fundação Universidade do Amazonas.

LÜTKEN C.F., 1875. - Characinae novae Brasiliae centralis a clarissimo J. Reinhardt in provincia Minas-Geraes circa oppidulum Lagoa Santa in lacu ejusdem nominis, flumine Rio das Velhas et rivulis affluentibus collectae, secundum caracteres essentiales breviter descriptae. *Overs. Danske Vidensk. Selsk. Forhandl Kjobenhavn*, 1874(3): 127-143.

MACHADO-ALLISON A., 1982a. - Studies on the subfamily Serrasalminae (Teleostei, Characidae): Part 1. Comparative study of the juveniles of the genera *Colossoma* and *Piaractus* from Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 11(3): 1-101.

MACHADO-ALLISON A., 1982b. - Studies on the systematics of the subfamily Serrasalminae (Pisces: Characidae). PhD Thesis, 267 p. Washington D.C., U.S.A: The George Washington Univ.

MACHADO-ALLISON A., 1983. - Estudios sobre la sistematica de la subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte 2: Discusion sobre la condicion monofiletica de la subfamilia. *Acta Biol. Venez.*, 11(4): 145-195.

MACHADO-ALLISON A., 1986. - Comparative osteology of the neurocranium and branchicranium in the genera of the Serrasalminae (Teleostei-Characidae). *Acta Biol. Venez.*, 12(Suppl. 2): 1-75.

MERCKX A., JÉGU M. & G.M. DOS SANTOS, 2000. - Une nouvelle espèce de *Serrasalmus* (Teleostei: Characidae: Serrasalminae), *S. altispinis* n. sp., décrite du rio Uatumã (Amazonas, Brésil) avec une description complémentaire de *S. rhombeus* (Linnaeus, 1766) du plateau guyanais. *Cybium*, 24(2): 181-201.

MIRANDA-RIBEIRO A. DE, 1937. - Considerações preliminares sobre a zoogeografia Brasilica. IV. *O Campo*, *Rio de Janeiro*, 8: 58-59.

MÜLLER J. & F.H. TROSCHEL, 1844. - Synopsis generum et specierum familiae Characinorum (Prodomus descriptionis novorum generum et specierum). *Arch. Naturgesch.*, 10(1): 81-99.

NORMAN J.R., 1929. - The South American characid fishes of the subfamiliy Serrasalmoninae, with a revision of the genus *Serrasalmus* Lacépède. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1928, 4(30): 781-829.

ORTI G., PETRY P., PORTO J.I.R., JÉGU M. & A. MEYER, 1996. - Patterns of nucleotide change in mitochondrial ribosomal RNA gene and the phylogeny of piranhas. *J. Mol. Evol.*, 42: 169-182.

PLANQUETTE P., KEITH P. & P.-Y. LE BAIL, 1996. - Atlas des Poissons d'Eau douce de Guyane (tome I). Collection du Patrimoine naturel, 22, 429 p. Paris: MNHN / INRA / Min. Env.

PUYO J., 1949. - Faune de l'Empire français. 12. Poissons de la Guyane française. 280 p. Office de la Recherche Scientifique d'Outre-Mer.

SANTOS G.M. DOS, PINTO S.S. & M. JÉGU, 1997. - Alimentação do pacu-cana *Mylesinus paraschomburgkii* (Teleostei, Serrasalmidae) em rios da Amazônia brasileira. *Rev. Bras. Biol.*, 57(2): 311-315.

STEINDACHNER F., 1881. - Beiträge zur Kenntniss der Flussfische Südamerika's. II. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien*, 43: 103-146.

STEINDACHNER F., 1911. - Über eine neue brasilianische *Myleus*-Art und gibt eine neuerliche Beschreibung von *Retroculus lapidifer* Casteln. nach Exemplaren beiderlei Geschlechter. *Anz. Akad. Wiss. Wien*, 48(16): 342-347.

TAYLOR W.R. & G.C. VAN DYKE, 1985. - Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9(2): 107-119.

THAPHORN D.C., 1992. - The characiform fishes of the Apure River drainage, Venezuela. *BioLlania (Guanare, Venezuela),* Spec. Edit., 4: 1- 537.

THATCHER V.E. & M. JÉGU, 1996. - Intestinal helminths as population markers of the Amazonian fish *Mylesinus paraschomburgkii*, with description of five new genera and seven species of trematodes. *Amazoniana*, 14(1/2): 143 -155.

TRAVASSOS H., 1952. - Catálogo dos gêneros e subgêneros da subordem Characoidei (Actinopterygii - Cypriniformes). *Dusenia*, 3(3): 225[127]-250[142].

VALENCIENNES A., 1850. - voir Cuvier & Valenciennes.

WEITZMAN S.H. & S.V. FINK, 1985. - Xenobryconin phylogeny and putative pheromone pumps in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae). *Smith. Contrib. Zool.*, 421: 1-121.

WEITZMAN S.H., 1964. - The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanf. Ichthyol. Bull.,* 8(1): 1-77.

ZARSKE A. & J. GÉRY, 1999. - Revision of the neotropical genus *Metynnis* Cope, 1878. 1. Evaluation of the type specimens of the nominal species (Teleostei: Characiformes: Serrasalmidae). *Zool. Abhand.*, *Dresden*, 50(2): 169-216.

Reçu le 21 décembre 2001.
Accepté pour publication le 9 mai 2002.